Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften: Die Stengellänge und Blütezeit des Leins

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Kurt Bartels

aus Sülfeld

Tag der mündlichen Prüfung: 8. Februar 1939

Tag der Promotion: 15. Mai 1940

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1940

N 17

Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften: Die Stengellänge und Blütezeit des Leins

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Kurt Bartels

aus Sülfeld

Tag der mündlichen Prüfung: 8. Februar 1939

Tag der Promotion: 15. Mai 1940

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1940

Referenten: Prof. Dr. KAPPERT/L. F.
Prof. Dr. NOACK

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Bd. 78, Heft 1
der „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre"
Gebrüder Borntraeger, Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G. m. b. H. in Neuruppin

Printed in Germany

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548012_0125

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERERBUNG QUANTITATIVER EIGENSCHAFTEN: DIE STENGELLÄNGE UND BLÜTEZEIT DES LEINS

Von KURT BARTELS

Mit 22 Textfiguren

(Eingegangen am 2. März 1939)

Inhalt

Seite

A. Die Besonderheiten der Vererbung quantitativer Eigenschaften und die bisherigen Erklärungsversuche 14
B. Versuche über die Vererbung der Stengellänge und der Blütezeit beim Lein . . 19
1. Nachweis einer polymeren Bedingtheit der Stengellänge 19
(Durch Bestimmung der Homozygotenzahl — Durch Nachweis von Transgressionen)
2. Genetische Analyse durch Variabilitätsuntersuchungen 27
(Idiovariation und Mendelspaltung — Nachweis eines „Hauptfaktors" aus den Verteilungen der σ-Werte in F_3, F_4 und F_5 — Bestätigung der Annahme eines „Hauptfaktors" aus den Verteilungen der Längenmittelwerte — Das Zusammenwirken der auf die Stengellänge wirkenden Faktoren (verminderte Genwirkung) — Identifizierung des „Hauptfaktors" für die Stengellänge als Blütezeitfaktor)
C. Zusammenfassung 54

A. Die Besonderheiten der Vererbung quantitativer Eigenschaften und die bisherigen Erklärungsversuche

Das Problem der Vererbung quantitativer Eigenschaften ist ebenso alt wie der Mendelismus. Quantitative Eigenschaften spielen die Hauptrolle in der Tier- und Pflanzenzüchtung, das Heterosisproblem und Fragen der plasmatischen Vererbung sind mit ihrer Genetik verknüpft. Trotzdem machte die Erkenntnis auf diesem Gebiete nur sehr langsame Fortschritte.

Zu Beginn der mendelistischen Forschung hielt man den Vererbungsprozeß bei quantitativen Eigenschaften für etwas von der Übertragung der Anlagen für qualitative Merkmale ganz Verschiedenes. So unterschied CORRENS (1901) die typisch mendelnde Vererbung mit „schizogoner" Anlagenverteilung im Bastard von der Vererbung, wie er sie bei gewissen formbestimmenden quantitativen Merkmalen des Maiskorns vor sich zu haben glaubte. Er vermutete in diesen Fällen etwas Ähnliches wie das konstant intermediäre Verhalten gewisser Hieracienbastarde Mendels, deren Fortpflanzung aber, wie sich später bei OSTENFELDS und RAUNKIAERS Kastrations- und Kreuzungsversuchen (Lit. ROSENBERG

1930) zeigte, asexuell erfolgt, so daß ihr Konstantbleiben nicht auf einen besonderen Vererbungstypus zurückgeführt werden muß. Die Ansicht, daß es eine konstant intermediäre Vererbung (Blending Inheritance) gäbe, bei der die Bastarde der ersten und zweiten Generation eine Mittelstellung zwischen den Eltern einnehmen, ohne zu spalten, wurde zeitweise auch von CASTLE (1909) vertreten und auf Beobachtungen über die Variation der Ohrenlänge bei Kaninchenbastarden begründet. Auch eine Diskussion zwischen PEARSON und DAVENPORT (LANG 1911) über den Fall des Mulatten lief auf die Frage hinaus: Mendelspaltung oder konstant intermediäre Vererbung?

Im Gegensatz zu diesen Ansichten stehen aber einige Fälle, in denen sich bei quantitativen Eigenschaften Mono- bzw. Dihybridspaltungen nachweisen ließen. Schon MENDEL (1901) fand, daß eine Kreuzung zwischen hohen und niedrigen Erbsen in F_2 3 hohe auf 1 niedrige ergab. BATESON u. a. bestätigten dieses Ergebnis. Bei einer Erbsenkreuzung von KEEBLE und PELLEW (1910) ließ sich die F_2-Generation bezüglich der Länge in 4 Klassen mit den Zahlen eines dihybriden Spaltungsverhältnisses einteilen. Der eine der beiden beteiligten Faktoren beeinflußte die Stengellänge durch Erhöhung der Internodienlänge, der andere war durch seine Wirkung auf die Stengeldicke nachweisbar. O. und H. TEDIN (1923) bestätigten den Internodienfaktor von KEEBLE und PELLEW.

Über einige Monohybridspaltungen quantitativer Eigenschaften wird auch bei der Tomate berichtet. Die hochwüchsigen Tomaten unterscheiden sich von den Zwergtomaten durch den Besitz eines dominanten Faktors (LINDSTROM 1925). Für die Stengellänge und für die Länge der Fiederblätter erhielt SCHLÖSSER (1935) in F_2-Generationen zweigipfelige Variationskurven. Da die Untersuchungen nicht in F_3 fortgesetzt wurden und die Frage, ob es sich etwa um modifikatorisch bedingte Zweigipfeligkeit handeln kann, nicht diskutiert wird, ist aber der Schluß auf Monohybridspaltungen nicht hinreichend begründet. Einen einfachen Faktorenunterschied mit quantitativer Wirkung hat dagegen AFZAL (1930) bei der Baumwolle ganz eindeutig festgestellt. Der Faktor bewirkt den Grad der Gliederung des Blattes. Die Größe $\frac{a—b}{c}$ (vgl. Fig. 1) wird als Blattfaktor bezeichnet. Für diesen Ausdruck wurde in F_2 einer Kreuzung eine dreigipfelige Verteilung erhalten, bei der die aus den Bereichen der beiden äußeren Gipfel herausgegriffenen Individuen, die in bezug auf die Blattform den Eltern entsprechen, in F_3 rein züchteten, während Pflanzen des mittleren Gipfels die F_2-Spaltung reproduzierten.

In den meisten Fällen läßt sich aber die Variation quantitativer Eigenschaften in Bastardnachkommenschaften nicht in so einfacher Weise auf Faktorenunterschiede zurückführen. Eine mendelistische Erklärung der Spaltungserscheinungen für diese Fälle gab NILSSON-EHLE im Anschluß an Versuche über die Vererbung der Spelzenfarbe des Hafers und der Kornfarbe des Weizens. Der Grundgedanke, daß eine Eigenschaft von mehr als einem Erbfaktor abhängig sein kann, war allerdings, wie TJEBBES (1931) in seiner übersichtlichen und kritischen Darstellung über Polymerie angibt, schon von MENDEL (1901) bei der

Erwähnung seiner Kreuzung *Phaseolus multiflorus* × *vulgaris* vertreten worden, bei der in F_2 eine große Zahl von Übergangstypen zwischen roter und weißer Blütenfarbe auftraten. Nach der Wiederentdeckung der Grundgesetze der Vererbung wies Bateson in seinem und Miss Saunders' Bericht an das „Evolution Committee" (1902—1909) auf die Möglichkeit hin, daß auch Größendifferenzen auf mehreren Mendelfaktoren beruhen könnten.

Der Nachweis, daß es Eigenschaften gibt, die von mehreren Genen abhängen, ist aber erst von Nilsson-Ehle erbracht worden (1909, 1911). Das merkwürdige Spaltungsverhältnis in der Kreuzung eines schwarzspelzigen mit einem grauspelzigen Hafer mit 630 schwarzspelzig : 40 grau- und weißspelzig erwies sich nach den Ergebnissen der F_3 als ein 15 : 1-Verhältnis. Damit war der erste Fall entdeckt, wo zwei dominante Faktoren jeder für sich und zusammen ein Merkmal — die schwarze Spelzenfarbe — bedingen. Bei der Kornfarbe des Weizens gelang

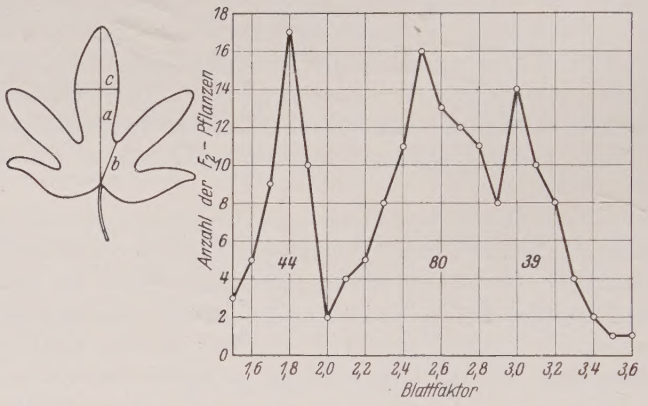


Fig. 1. Vererbung der Blattform der Baumwolle nach Afzal.

Nilsson-Ehle nun auch der Nachweis eines Falles von Trimerie. Diese Fälle sind von Bernstein und Faust (1922) mathematisch-statistisch geprüft worden mit dem Ergebnis, daß die Annahme von 2 bzw. 3 gleichsinnigen Faktoren vollauf berechtigt sei.

Der Vergleich der in diesen Fällen beobachteten Spaltungserscheinungen mit der sog. fluktuierenden Variation, die bei quantitativen Merkmalen in Kreuzungsdescendenz auftritt, führte Nilsson-Ehle zur Polymeriehypothese als einer brauchbaren Erklärung des meist komplizierten Erbganges dieser Eigenschaften. Wesentliche Argumente für die Begründung des Polymerieprinzips sind bei Nilsson-Ehle zwei Gesichtspunkte: 1. die kumulative Wirkung der Rotfaktoren des Weizens im Vergleich zu den Abstufungen quantitativer Eigenschaften in Kreuzungsdescendenz, 2. das Überschreiten der Elternmasse bei quantitativen Eigenschaften in F_2 oder späteren Generationen. Diese Erscheinung des Überschreitens (Transgression) wurde von Nilsson-Ehle bei quantitativen und physiologischen Merkmalen mehrmals beobachtet.

Im Anschluß an die Veröffentlichungen Nilsson-Ehles führte Lang (1910) auch Castles Ergebnisse über die Vererbung der Ohrenlänge bei Kaninchen

auf das Prinzip der gleichsinnigen Faktoren zurück. Wesentliche Anhaltspunkte für die polymere Bedingtheit der Ohrenlänge in CASTLES Material sind nach LANGS Darstellung das Auftreten von Längen, die der des Langohrelters nahestehen und von solchen, die sie übertreffen.

Es gibt eine große Zahl von Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften, deren Ergebnisse nach dem Polymerieprinzip gedeutet wurden. Die Begründung für die Schlußfolgerung liegt dabei meistens in dem Variationstypus von F_1 und F_2: Bei intermediärem Verhalten sämtlicher polymeren Faktoren ist die F_1 intermediär, die Verteilung der F_2-Masse wäre bei gleichwertigen Faktoren binomial, bei ungleichwertigen Faktoren ergeben sich Abweichungen von der binomialen Verteilung, die bei großer Faktorenzahl meist gering sind. Bei polymer bedingten quantitativen Eigenschaften müssen also die Elternlinien (Umweltvariation), F_1 und F_2 typische, kontinuierliche Variationskurven ergeben, wobei die Variabilität in F_2 größer ist als in F_1. Das trifft für viele Fälle tatsächlich zu, z. B. für EAST, EMERSON und HAYES' Studien (1906, 1911) über Größenverhältnisse beim Mais (Kolbenlänge, Samenbreite und andere Dimensionen). TAMMES (1911) fand dieselben Erscheinungen bei Leinkreuzungen, wo sie neben anderen Eigenschaften die relativ umweltkonstanten Samendimensionen untersuchte. Da die Verfasserin die Erscheinungen auch ohne die Annahme von Mendelspaltung — wenn auch gezwungen — für erklärbar hält, betrachtet sie den Schluß auf die Anwesenheit mehrerer Faktoren nicht als unbedingt notwendig. Die polymere Bedingtheit der betreffenden Eigenschaften wäre durch den Nachweis erbracht, daß die „fluktuierende Variation" auf Mendelspaltung beruht.

In der Tat gibt es nun verschiedene Arbeiten, die diesen Beweis für andere Eigenschaften erbringen, indem sie nachweisen, daß Gene für diese Eigenschaften in verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind. Zunächst konnte SAX (1923) zeigen, daß mit dem Pigmentierungsfaktor bei *Phaseolus vulgaris* eine Wirkung auf das Samengewicht verbunden ist, indem die pigmentierten F_2-Pflanzen einen höheren Mittelwert des Samengewichts ergaben als die nicht pigmentierten. Daraus schließt SAX auf eine Koppelung des Pigmentierungsfaktors mit einem Faktor, der das Samengewicht beeinflußt. LINDSTROM (1928) wies bei der Tomate 3 Koppelungsgruppen nach, welche Gene für die Fruchtgröße enthalten, wie sich aus den Unterschieden aus den Mittelwerten der Fruchtgröße für die dominantmerkmaligen und für die rezessivmerkmaligen F_2-Pflanzen ergab. Es müssen demnach bei der Tomate mindestens 3 unabhängig spaltende Fruchtgrößefaktoren vorhanden sein. Entsprechende Ergebnisse erhielt LINDSTROM für die Kornreihenzahl beim Mais (1931), die von 4 Koppelungsgruppen abhängig war. Koppelungen zwischen Faktoren mit qualitativer und Faktoren mit quantitativer Wirkung geben ferner an: RASMUSSON bei der Erbse (1927), GREEN bei Mäusen (1931, 1933), WARREN bei *Drosophila* (1924), WEXELSEN bei Gerste (1933, 1934), SMITH beim Tabak (1937).

Bei sehr vielen nach dem Polymerieprinzip gedeuteten Vererbungsfällen kann aber von einem Beweis für die Schlußfolgerung nicht die Rede sein. Mit Recht sagt TJEBBES: „It (das Polymerieprinzip) has often been a pons asinorum

to „explain" experimental facts especially numerical results that seemed to be puzzling in some respect." Man kann daher nicht darüber erstaunt sein, daß nach anderen Lösungen für das Problem der Vererbung quantitativer Eigenschaften gesucht wurde. So hat Sirks (1929) versucht, die bei polymeren Spaltungen auftretenden Erscheinungen unabhängig von der Polymerieauffassung zu erklären. Er betrachtet die quantitativ wirkenden Gene als labile Moleküle, die entsprechend der Vorstellung von Correns über den labilen Charakter des albovariabilis-Gens sich durch Angliederung oder Verlust von Atomgruppen verändern können. Wird das ein Gen vorstellende Molekül mit x bezeichnet und die Anzahl der Atomgruppen zu x addiert, so ergibt sich unter der Voraussetzung freier Austauschbarkeit für die Atomgruppen folgendes Schema, das die verschiedenen Spaltungszahlen in Kreuzungen erklären kann.

Eltern	F_1	Gameten von F_1	F_2-Spaltungsverhältnis	F_1-Rückkreuzungsverhältnis
$\frac{x+1}{x+1}$ $\frac{x+0}{x+0}$	$\frac{x+1}{x+0}$	x + 1, x + 0 1 : 1	3 : 1	1 : 1
$\frac{x+2}{x+2}$ $\frac{x+0}{x+0}$	$\frac{x+2}{x+0}$	x + 2, x + 1, x + 0 1 : 2 : 1	15 : 1	3 : 1
$\frac{x+3}{x+3}$ $\frac{x+0}{x+0}$	$\frac{x+3}{x+0}$	x + 3, x + 2, x + 1, x + 0 1 : 3 : 3 : 1	63 : 1	7 : 1

Die Spaltungszahlen sind dieselben wie bei unabhängig spaltenden polymeren Faktoren. Sirks zieht nun speziell den Fall in Erwägung, daß alle Moleküle mit irgendeiner Anzahl von Atomgruppen eine Reihe multipler Allele bilden.

Multiple Allelie quantitativ wirkender Gene konnte Sirks bei seinen Untersuchungen mit der Ackerbohne tatsächlich wahrscheinlich machen (1931). Er arbeitete mit 20 durch mehrere Generationen hindurch reingezüchteten Linien von *Vicia faba*. Bezüglich der Internodienzahl verteilten sich die Linien auf drei Gruppen, die durch den Mittelwert dieser Eigenschaft charakterisiert sind. Während die Internodienzahl bei den Kreuzungen von Linien derselben Internodiengruppe eingipfelig um den Gruppenmittelwert variierte, ergaben sich bei den Kreuzungen von Linien verschiedener Gruppen in F_2 zweigipfelige Kurven, deren Gipfel den Mittelwerten der Eltern entsprechen. Die Individuenanteile der Gipfel nähern sich dem 3 : 1-Verhältnis. Sirks erklärt die Zweigipfeligkeit durch monohybride Spaltungen und kommt zu dem Schluß, daß den drei Internodiengruppen eine Reihe tripler Allelomorphe I_1 — I_2 — I_3 entspricht. Außer der I-Gruppe soll auf die Stengellänge die Gruppe der Faktoren G_1 — G_2 — G_3 wirken, die Sirks als Grundfaktoren des Wachstums bezeichnet. Außerdem werden noch additionelle Wachstumsfaktoren angenommen. Bei der Aufspaltung von Heterozygoten I_1I_3 traten nun einige Individuen auf, deren Internodienzahl der zweiten Gruppe — also I_2 — entsprechen würde. Sirks erklärt

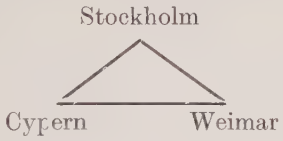
diese Typen im Sinne seiner Hypothese durch die Annahme, daß bei der Heterozygoten Genbruchstücke ausgetauscht wurden. Von den angeblichen Austauschformen wurden aber keine Nachkommenschaften erzogen, welche diese Annahme bestätigen könnten.

B. Versuche über die Vererbung der Stengellänge und der Blütezeit beim Lein

1. Nachweis einer polymeren Bedingtheit der Stengellänge

Tatsächlich scheinen Sirks' eigene experimentelle Ergebnisse dafür zu sprechen, daß einfache Faktorenunterschiede bei quantitativen Eigenschaften keine Seltenheit sind. Es fragt sich aber, wie sich andere Objekte in dieser Hinsicht verhalten und ob der multiplen Allelie gegenüber der Polymerie eine größere Bedeutung zukommt. Da nun bei Leinversuchen mit anderen Fragestellungen (vgl. Kappert 1930) unter den Nachkommenschaften dritter und vierter Generation der Kreuzung „Stockholm" × „Weimar" einzelne Linien eine große Ausgeglichenheit ihrer Familien in bezug auf die Stengellänge zeigten, schien ein verhältnismäßig einfacher Erbgang vorzuliegen, so daß das Material für eine Untersuchung der Frage, ob hier multiple Allelie eine Rolle spielte, geeignet erschien. Diese Untersuchungen wurden von mir im Frühjahr 1936 begonnen. Zur Verfügung standen die Samen der F_3-Familien der Kreuzung „Stockholm" × „Weimar" und die Samen der F_2-Generationen der später ausgeführten Kreuzungen „Weimar" × „Cypern" und „Cypern" × „Stockholm".

Die von mir untersuchten Kreuzungen bilden also ein Dreieck:



Cypern und Weimar[1]) sind Ölleine subtropischer Herkunft, Stockholm eine Faserleinspielart. Aus dem Stamm Weimar, der als Population bezogen wurde, gingen die beiden Linien W 8 und W 13 hervor. Die Elternlinien waren über mehrere Generationen einzelpflanzenweise vermehrt worden. Die zur Kreuzung verwendeten Pflanzen dürften also homozygot gewesen sein. Vom Stamme Weimar wurden Pflanzen der Linie W 13 zur Kreuzung benutzt.

Die Stengellänge gemessen vom Cotyledonenansatz bis zur Kapsel des Hauptsprosses ergab 1937 folgende auf ganze Zentimeter abgerundete Mittelwerte:

Cypern	35 cm
Weimar 13	48 cm
Weimar 8	52 cm
Stockholm	75 cm

[1]) Die Bezeichnungen Weimar und Stockholm geben die Orte an, von denen das Material bezogen wurde. Cypern wurde vom Institut für Bastfaserforschung in Sorau erhalten. Er stammt von der gleich benannten Insel.

Die Stengeldicke sowie die Blüte- und Reifezeiten zeigten dieselbe, die Größe der Petalen und Samen die umgekehrte Reihenfolge. Cypern und Weimar haben blaue, glatte Petalen und dunkelbraune Samen, Stockholm weißkrause Petalen und grünlichgraue Samen.

Die Aussaat der Einzelpflanzennachkommenschaften erfolgte auf 1,20 cm breiten Beeten in Reihen mit 20 cm Abstand und einem Zwischenraum der Körner in den Reihen von 4 cm am gleichen Tage. Wie wichtig der Tag der Aussaat ist, geht daraus hervor, daß 1937 eine am 12. April ausgelegte Stockholmfamilie einen Längenmittelwert von 77,31 ± 2,65 cm erreichte, während eine am 28. Mai nachgelegte Stockholmfamilie nur 48,67 ± 1,20 cm hoch wurde. 1936 erfolgte die Keimung infolge trockenen und kühlen Wetters sehr langsam und ungleichmäßig. (Aussaat am 3. April, gleichmäßige Keimung erst vom 25. April ab.) Die Randpflanzen lieferten bevorzugt extreme Abweicher in der Länge. Teils waren sie kräftiger entwickelt als die übrigen Pflanzen der Reihe, teils verkümmert. Sie wurden von der Messung ausgeschieden. Ausgeschieden wurden ebenfalls diejenigen Pflanzen, die von der Raupe des Leinwicklers befallen waren, und die Kümmerpflanzen. Die letzteren sind an dem extrem dünnen, nahezu unverzweigten Stengel mit wenigen Kapseln leicht zu erkennen. Häufig, aber nicht immer, liegen sie außerhalb der Variationsbreite der Längen der übrigen Pflanzen der Nachkommenschaft. Um zu beweisen, daß ihre geringe Länge auf Nachteilen ihrer Lebenslage beruht und nicht ihrem Genotypus entspricht, wurden die Nachkommenschaften von zwei Kümmerpflanzen einer Familie zusammen mit der Nachkommenschaft einer normalen Pflanze derselben Familie angebaut. Die Längenmittelwerte der beiden Kümmerpflanzennachkommenschaften übertrafen beide den Mittelwert der Nachkommenschaft der normalen Pflanze!

Nummer der Elterpflanze	Länge der Elterpflanze 1936 cm	Mittelwert der Nachkommenschaft 1937 M ± m cm	Anzahl der Kümmerpflanzen in der Nachkommenschaft
64 AR 1	38 Kümmerpflanze	56,42 ± 1,77	2
2	43 Kümmerpflanze	61,72 ± 1,66	0
3	46 normal	54,75 ± 1,35	0

1937 trat bei einzelnen Nachkommenschaften erheblicher Keimausfall ein. Von der Stockholmfamilie St 1/2 N keimte fast kein Korn. Vom Stamme 42 der Kreuzung Stockholm × Weimar fielen 5 Familien, vom Stamme 25 3 Familien ganz aus. Alle diese nicht gekeimten Familien waren Nachkommenschaften von Pflanzen mit weißkrausen Petalen, besaßen also das bb-Allelenpaar. Die Feststellung von Tammes (1914), daß die bb-Pflanzen eine geringere Keimkraft haben als die BB-Pflanzen, wird also durch diese Beobachtungen bestätigt im Gegensatz zu den Untersuchungen Kappers (1930), bei denen keine Unterschiede in der Keimkraft der BB- und der bb-Samen festgestellt werden konnten.

Als mögliche Fehlerquelle war auf die Gefahr der Fremdbefruchtung zu achten. Der Anteil der Fremdbefruchtung wurde durch folgende Überlegung bestimmt: Die von der Kreuzung Stockholm × Weimar angebauten F_3-Familien waren sämtlich Nachkommenschaften von Bb-F_2-Pflanzen. Ihre genotypische Zusammensetzung bezüglich des B-Faktorenpaares war also — wenn man vom Rezessivenausfall absieht — 1 BB : 2 Bb : 1 bb. Die Gesamtheit der von diesen Pflanzen produzierten Pollen bestand also aus 50 % B-Pollen und 50 % b-Pollen. Diese Zusammensetzung muß also auch der von den Insekten übertragene Pollen haben. Es traten nun in den daraufhin geprüften Familien unter 1996 Pflanzen, welche sämtlich Nachkommen von Individuen mit weißkrausen Petalen und hellen Samen waren, 9 Pflanzen mit braunen Samen auf. Diese müssen ihre Entstehung fremden B-Pollen

verdanken. Da nun den 9 fremden B-Pollen 9 fremde b-Pollen entsprechen, so sind von 1996 Eizellen 18 fremdbefruchtet worden. Der Anteil der Fremdbefruchtung betrug also nur 0,9 %, spielt also bei unserer variationsstatistischen Behandlung der Versuche keine Rolle!

In der F_4-Familie 76 A der Kreuzung Cypern × Stockholm wurde ein Faktorenunterschied für die Samenfarbe festgestellt. Von den 36 Pflanzen der Familie hatten 26 grünlichgraue Samen wie Stockholm, während 10 hellgelbe Samen hatten. Der Faktor B ist über diesen Grau-Gelb-Faktor — er sei mit G bezeichnet — epistatisch. Für Cypern ist die Konstitution BBgg, für Stockholm die Konstitution bbGG anzunehmen. Eine F_2-Generation der Kreuzung Cypern × Stockholm aus dem Jahre 1937 bestätigte die Erwartung aus den angenommenen genotypischen Formeln. Es wurden gefunden: 34 braun : 4 grau : 1 gelb. Der Mangel an grau und gelb gegenüber der Erwartung 12 braun : 3 grau : 1 gelb ist ein Mangel an bb-Genotypen also der normale Rezessivenausfall. Ich konnte den G-Faktor mit keinem der von Tammes (1930) angegebenen Faktoren identifizieren.

Die Versuche wurden während der ganzen Vegetationsperiode durch Maschendraht und Netze vor Vögeln geschützt und im Stadium der fortgeschrittenen Gelbreife geerntet. An den schon trockenen Pflanzen wurde die Stengellänge vom Cotyledonenansatz bis zur Kapsel des Hauptsprosses in Zentimetern ohne Bruchteile gemessen. Randpflanzen und Kümmerpflanzen wurden von der Messung ausgeschieden. Bei den Familien, bei denen auch die Blütezeit in den Bereich der Untersuchungen einbezogen wurde, wurde der Blütetag durch farbige Fäden markiert. Unter Blütezeit ist die Anzahl der Tage von der Aussaat bis zur Entfaltung der Blüte des Hauptsprosses zu verstehen. Diese Blüte öffnet sich als erste der Pflanze.

Im Folgenden bezeichne ich die Nachkommenschaft einer Pflanze aus Selbstbefruchtung als Familie. Die Nachkommenschaft einer F_2-Pflanze also nenne ich F_3-Familie. Die Gesamtheit der Familien einer Generation, die auf eine Familie der voraufgegangenen Generation zurückgehen, soll Linie, die Gesamtheit der Linien, die auf eine Linie der voraufgegangenen Generation zurückgehen, Stamm genannt werden.

Als erster und nächstliegender Versuch zur Analyse der Spaltung der Stengellänge wurde eine Prüfung der F_2-Pflanzen auf ihre Homo- oder Heterozygotie vorgenommen. Für Homozygotie spricht die Ausgeglichenheit in einem quantitativen Merkmal bei der Nachkommenschaft einer selbstbefruchtenden Pflanze, während stärkere Unterschiede auf eine Heterozygotie der Pflanze in bezug auf das betreffende Merkmal deuten. Die Formel $2^f = \frac{n}{H}$, wo f die Zahl der Faktoren, n die Anzahl der F_2-Individuen und H die Anzahl der Homozygoten bedeutet, gestattet zwar aus Idealzahlen die genaue Bestimmung der Faktorenzahl. Da aber 1. die im Experiment auftretende Anzahl homozygoter Individuen zufallsmäßig fast immer mehr oder weniger von der Idealzahl abweicht und 2. die Feststellung, ob eine Selektion noch wirksam ist, als Kriterium der Heterozygotie infolge der umweltbedingten Variation nicht immer möglich ist, liefert die Formel bei einer größeren Faktorenzahl höchst ungenaue Ergebnisse. Sie ist aber anwendbar bei Merkmalen, die von den Umweltbedingungen nur wenig beeinflußt werden. Hier kann man die Faktorenzahl aber auch in anderer Weise abschätzen.

So erhielt Tammes (1911) in F_3 der Kreuzung ägyptischer Lein × *Linum angustifolium* unter 800 Pflanzen nur eine der P-Formen in bezug auf die Samenlänge, woraus sie den Schluß zieht, daß in dieser Kreuzung wahrscheinlich

5 Faktorenpaare spalten. Philiptschenko (1928) kam auf Grund des Vergleichs der Variation in der Descendenz verschiedener Kreuzungen innerhalb der Gruppe der weichen Weizen zu dem Ergebnis, daß in diesem Verwandtschaftskreise für die relative Korn- und Glumenbreite außer einem Hauptfaktorenpaar 5 Paar Nebenfaktoren existieren.

Bei unseren Versuchen wurden für die Schätzung der Faktorenzahl für die Stengellänge in der Kreuzung Stockholm × Weimar die Nachkommenschaften von 65 F_2-Pflanzen zugrunde gelegt, die im B-Faktorenpaar (Blüten- und Samenfarbe) heterozygot waren. Von der Ernte jeder dieser F_3-Familien wurden die beiden größten und die beiden kleinsten Pflanzen selektioniert und aus ihren Samen F_4-Familien erzogen. Bei jeder Linie (vgl. S. 21) wurde die größtmögliche Differenz für die Mittelwerte der Stengellänge dieser Auslese-F_4-Familien gebildet. Diese Maximaldifferenzen zeigen folgende Werte in folgenden Häufigkeiten:

Maximaldifferenz in cm . . .	5	10	15	20	25	30	35
Anzahl der F_4-Linien	13	11	15	10	7	5	3

Um beurteilen zu können, mit welchen Differenzen der Mittelwerte bei Nachkommenschaften von Homozygoten noch gerechnet werden muß, wurden diese Differenzen mit den Differenzen für die unter gleichen Versuchsbedingungen angebauten Familien von reinen Linien verglichen. Dabei wurden von den Elternlinien Stockholm und Weimar folgende Werte erhalten:

Tabelle 1

		D	D/m_D
Stockholm	1932	2,24 ± 0,72	3,17
		3,04 ± 1,48	2,05
	maximal	12,12 ± 0,79	15,35
	1933	4,73 ± 0,66	7,17
		1.08 ± 0,69	1,57
		4,34 ± 0,76	5,71
		3,17 ± 0,88	3,60
	maximal	5,42 ± 0,89	5,08
		Mittelwert:	4,83
Weimar 13	1934	0,63 ± 2,06	0,31
		1,38 ± 1,81	0,76
		2,21 ± 1,42	1,56
		2,27 ± 1,20	1,89
	maximal	4,76 ± 1,71	2,78
		Mittelwert:	1,46

Die Unterschiede der Längenmittelwerte verschiedener Familien einer reinen Linie sind also beträchtlich. Die Grenzen der dreifachen mittleren Fehler der Differenzen werden namentlich wegen der Bodenunterschiede, die sich bei

größerer Entfernung der Parzellen voneinander stark bemerkbar machen, erheblich überschritten. Von den Linien der Kreuzung Stockholm × Weimar des Versuchs, die nur geringe Differenzen ergeben hatten, erwiesen sich bei Fortsetzung der Selektion aber auch noch einige als heterozygot. Bei einigen Linien ergab ein Wiederholungsanbau auch stark abweichende Werte. Die Linien mit geringen Maximaldifferenzen und geringen D/m_D-Werten sind in Tabelle 2 zusammengestellt:

Tabelle 2

	Nr.	33	42	25	85	19	67	5	22	9	35
1932. . . .	D	2,68 ± 1,22	3,38 ± 1,65	3,83 ± 0,98	4,04 ± 1,39	4,29 ± 0,73	4,94 ± 0,93	4,96 ± 1,16	5,52 ± 1,13	6,60 ± 2,47	12,17 ± 2,36
	$\frac{D}{m_D}$	2,20	2,05	3,89	2,91	5,88	5,34	4,28	4,88	2,67	5,15
Wiederholungs-Anbau 1937	D	— 1,17 ± 1,64	— 7,55 ± 1,89	3,43 ± 2,99	14,35 ± 1,27	20,34 ± 1,58	11,94 ± 3,40	— 0,79 ± 2,44			
	$\frac{D}{m_D}$	0,71	4,00	1,15	11,30	12,85	3,52	0,32			

Drei Linien (33, 42, 5) ergaben beim Wiederholungsanbau Differenzen in umgekehrter Richtung (negatives Vorzeichen!) bei den Nachkommenschaften der ausgelesenen Pflanzen, die beim ersten Anbau die Maximaldifferenz ergeben hatten. In der folgenden Übersicht sind für Stamm 33 die Mittelwerte der Nachkommenschaften ausgelesener Pflanzen und deren Differenzen in Form eines Stammbaums zusammengestellt.

Tabelle 3

Mittelwerte der Stengellänge des Stammes 33 in verschiedenen Generationen

1931: F_3 — **50,60 ± 1,40**

1932: F_4 — E: **56,18 ± 0,92**; L: **53,50 ± 0,81**; D_{max} = **2,68 ± 1,22**

1933: F_5 — E1 — E10; L1 — L10

Extreme — E1: **59,27 ± 0,72**; E10: **48,37 ± 0,36**; L6: **71,35 ± 0,95**; L2: **59,39 ± 0,96**

D_{max} = **10,90 ± 0,81**; D = **22,98 ± 1,15**; D_{max} = **11,96 ± 1,35**

1937: F_6 — E10A: **46,30 ± 1,00**; L6A: **57,30 ± 4,72**; D = **11,00 ± 4,83**

Wiederholungsanbau F_4 — E: **50,83 ± 1,16**; L: **52,00 ± 1,16**; D = **— 1,17 ± 1,64**

Bei den F_4-Familien E und L, deren Mittelwerte die Maximaldifferenz ergeben hatten, wurde die Auslese fortgesetzt, indem aus jeder der beiden Familien 10 Pflanzen nachgebaut wurden. Die maximalen Differenzen der Mittelwerte innerhalb dieser beiden Nachkommenschaftsreihen waren 10,90 $\pm$ 0,81 cm, während die maximale Differenz für die Mittelwerte der im gleichen Jahre (1933) angebauten Stockholmfamilien nur 5,42 $\pm$ 0,89 cm betrug. Man muß also annehmen, daß die beiden Auslesenachkommenschaften genotypische Differenzen der Länge aufwiesen. Die größte Differenz bestand zwischen den Mittelwerten von 33 E 10 und 33 L 6, wo sie den Wert D = 22,98 $\pm$ 1,15 cm erreichte. Sie beruht sicher auf genotypischen Unterschieden. Für die Stämme 42 und 85 wurde die Heterozygotie der F_2-Ausgangspflanzen in derselben Weise nachgewiesen. Vom Stamme 42 waren aber von den beiden F_4-Familien mit extremen Mittelwerten nur 42 Y, vom Stamme 85 nur die F_4-Familie 85 AH sicher Nachkommenschaften heterozygoter Eltern, während die beiden F_4-Familien 42 AH und 85 AF wahrscheinlich von Homozygoten stammten. Die größten Differenzen aus den Mittelwerten der Nachkommenschaften von je 10 ausgelesenen F_4-Pflanzen der betreffenden Familien hatten folgende Werte:

42 Y	31,89 $\pm$ 0,98 cm
42 AH	6,56 $\pm$ 0,76 cm
85 AH	30,80 $\pm$ 1,58 cm
85 AF	3,11 $\pm$ 0,63 cm

Da sich die Stämme mit den geringsten Differenzen als heterozygot erwiesen, ist nicht zu erwarten — wenn auch nicht widerlegt —, daß sich unter denen mit höheren Differenzen homozygote befinden. Nimmt man demnach an, daß sämtliche 65 F_2-Pflanzen, deren Nachkommenschaften selektioniert wurden, in bezug auf Faktoren für die Stengellänge heterozygot waren, so muß man den Schluß ziehen, daß mindestens drei Faktorenunterschiede für die Länge in der Kreuzung Stockholm $\times$ Weimar auftraten. Die Idealzahl der Homozygoten beträgt auf 65 F_2-Pflanzen bezogen bei drei Faktorenunterschieden 8,12 $\pm$ 2,65. Für den Fall „keine Homozygote unter 65 F_2-Pflanzen" ist also der Quotient für die Abweichung von der Erwartung: $D/m_D = 3{,}07$. Die Annahme einer geringeren Anzahl von Faktorenunterschieden, die auf einen größeren D/m_D-Wert führen würde, hat also keine Berechtigung. Eine obere Grenze können wir für die Anzahl der Faktorenunterschiede aber nicht angeben. Es kann jedoch mit Sicherheit behauptet werden, daß die Stengellänge in der Kreuzung Stockholm $\times$ Weimar keine einfache, sondern eine polymere Spaltung ergab.

Ein Beweis für die polymere Bedingtheit der Stengellänge läßt sich auch unabhängig von Methoden zur Bestimmung der Faktorenzahl durch den Nachweis von Transgressionen erbringen. Wenn bei einer Kreuzung die Eltern sich in mehreren Faktoren für ein quantitatives Merkmal unterscheiden und die stärker wirkenden Allele der bei der F_1 heterozygoten Paare teils vom einen, teils vom anderen Elter stammen, so überschreiten die extremsten Genotypen der Spaltungsgenerationen die Maße der Eltern. Gelingt es andererseits, aus einer Kreuzung Transgressionen zu isolieren, so ist damit bewiesen, daß die Eltern sich in mehreren Faktoren für das betreffende quantitative Merkmal unterscheiden. Solche

Transgressionen fanden sich in allen drei untersuchten Kreuzungen. In Tabelle 4 ist nur ein Teil der Kreuzungsfamilien angegeben, deren Längenmittelwerte diejenigen der neben ihnen angebauten Familien des größeren Elters übertrafen (positives Vorzeichen der Differenz D und des Quotienten D/m_D!) bzw. die Länge des neben ihnen angebauten kleineren Elters nicht erreichten (negative Vorzeichen). Wegen des starken Einflusses der Umweltbedingungen auf den Längenmittelwert ist es bei den geringen Differenzen allerdings zweifelhaft, ob es sich wirklich um genetisch bedingte Transgressionen handelt. Da die geprüften Nachkommenschaften neben den betreffenden Elterfamilien angebaut wurden, ist der Einfluß der Umweltbedingungen aber geringer als bei den Daten der Tabelle 1, so daß wenigstens die Nachkommenschaften 36 T 1 und 32 A der Tabelle 4 als wirkliche Transgressionen anzusehen sind.

Auch bei anderen quantitativen Eigenschaften wurde die Erscheinung des Überschreitens beobachtet.

Aus der Kreuzung Cypern × Stockholm ging eine Transgression im Samenertrag hervor (F_4-Familie 76 A). Von den zu beiden Seiten der Nachkommenschaft angebauten Elterfamilien hatte Stockholm den größeren Samenertrag pro Pflanze, was auf die überdurchschnittlich starke Verzweigung der Stockholmpflanzen zurückzuführen ist, von denen infolge Keimausfalls nur 10 vorhanden waren. Die prozentuale Erhöhung des mittleren Einzelpflanzenertrages betrug gegenüber dem von Stockholm 27 %, gegenüber dem von Cypern 121 %. Auch die Stengeldicke und der Gewichtsanteil der basalen Seitentriebe dieser Familie übertrafen die entsprechenden Werte beider Eltern. Die Kapseln waren übrigens bei 76 A weicher als bei beiden Eltern.

Die F_5-Familien der Linie 64 W der Kreuzung Stockholm × Weimar blühten im Jahre 1937 früher als beide Eltern. Die Pflanzen dieser Familien begannen am 29. Mai zu blühen und hatten am 1. Juni schon fast sämtlich abgeblüht. Stockholm befand sich zu dieser Zeit kurz vor dem stärksten Streckungswachstum und Weimar blühte ebenfalls noch nicht. Die Mittelwerte der Blütezeit variierten bei 64 W zwischen dem 29. und 31. Mai. Eine Nachkommenschaft von Stockholm, die wegen schlechter Keimkraft der Samen nur aus 7 Pflanzen bestand, hatte den 12. Juni als Mittelwert der Blütezeit, während die Weimarlinie W 13/2B1 um den 9. Juni abblühte.

Es entspricht durchaus den Erwartungen für höher polymere Spaltungen, daß die Transgressionen nicht in F_2, sondern in späteren Generationen gefunden wurden, da in kleineren F_2-Generationen ein Großteil der möglichen Genotypen nicht realisiert wird. Die F_2 besteht ja bei polymeren Spaltungen in der überwiegenden Mehrzahl aus Heterozygoten, die in den folgenden Generationen extremere Genotypen herausspalten.

Die beobachteten Transgressionen und die Resultate der Homozygotieprüfung geben also insofern Aufschluß über die faktorielle Grundlage der Stengellänge des Leins, als sie den Schluß auf einen Polymeriefall mit mindestens 3 Faktoren zulassen. Für eine weitergehende Analyse waren aber andere Methoden notwendig, und als ein erfolgreiches Hilfsmittel der Analyse erwies sich das Studium der Variabilität.

Tabelle 4
Transgressionen der Stengellänge

Nummer der Elterpflanze	Jahrgang und Generation der Elterpflanze	Länge der Elterpflanze cm	Mittelwert der Nachkommenschaft 1937 M ± m cm	Individuenzahl der Nachkommenschaft n	Daneben angebauter Kreuzungselter	Mittelwert des Kreuzungselters M ± m cm	Individuenzahl des Kreuzungselters n	D ± m_D	D/m_D
			Kreuzung Stockholm × Weimar						
41 H2B	1933, F_5	92	76,00 ± 1,03	18	St 1/2L1	70,25 ± 1,91	8	+ 5,75 ± 2,17	+ 2,65
36 T1	1936, F_4	31	42,19 ± 0,46	32	W 13/2B1	49,13 ± 0,80	31	— 6,94 ± 1,26	— 5,51
			Kreuzung Weimar × Cypern						
32 A	1936, F_3	51	57,31 ± 1,00	29	W 13/2B1	49,13 ± 0,80	31	+ 8,18 ± 1,28	+ 6,40
52 A	1936, F_3	24	30,00 ± 1,33	12	CNH6H	33,78 ± 1,11	9	— 3,78 ± 1,73	— 2,18
			Kreuzung Cypern × Stockholm						
50 A	1936, F_3	28	34,48 ± 0,61	23	CNH6D	37,19 ± 0,47	26	— 2,71 ± 0,77	— 3,52

2. Genetische Analyse durch Variabilitätsuntersuchungen

Der Versuch, aus der Variabilität auf die Anzahl der Gene zu schließen, welche diese Variabilität infolge ihrer Spaltung hervorrufen, geht auf CASTLE zurück. Er glaubte auf Grund einer von ihm entwickelten (1921) und von WRIGHT verbesserten Formel die Zahl der Gene bestimmen zu können. Die Formel hat aber kaum brauchbare Ergebnisse geliefert (eingehende Kritik: SHULL 1921). Der Grundgedanke, aus der Variabilität Schlüsse über die Faktoren zu ziehen, läßt sich jedoch in anderer Weise mit Erfolg für die genetische Analyse auswerten.

Notwendige Voraussetzung für eine auf die Variabilität begründete Faktorenanalyse ist, daß die Variation des betreffenden quantitativen Merkmals in Bastardnachkommenschaften außer auf Umweltunterschieden auf spaltenden Faktoren beruht, was ja von CASTLE ursprünglich bestritten wurde (S. 15). Es läßt sich aber zeigen, daß die Voraussetzung wirklich zutrifft: SHULL forderte (1914), daß man das Mendeln quantitativer Eigenschaften auf folgendem Wege beweise: „In F_3 there should be not only a range of variation coefficients extending from the value of the P_1 and F_1 coefficients to the F_2 coefficients, it ought to be demonstrated also, that the individuals taken from the extreme classes of the F_2 and later generations yield progenies which tend to have lower variation coefficients themselves than individuals taken from the middle classes of the same generation." Meines Wissens hat SHULL selbst aber seine Forderung nicht durchgeführt.

Unabhängig von dem Gedanken SHULLS habe ich den Zusammenhang zwischen den Mittelwerten der Stengellänge und der genetisch bedingten Variation (Idiovariation) ausgedrückt durch den Variationskoeffizienten zahlenmäßig bestimmt. Unterhalb der Mediane der Mittelwerte ist diese Korrelation positiv, oberhalb der Mediane der Mittelwerte negativ, wenn die Idiovariation auf Mendelspaltung beruht, wie man sich an dem Beispiel einer bifaktoriellen Spaltungsreihe leicht klarmachen kann.

Werden den verschiedenen Genotypen aabb, aaBb bis AABB je nach der Zahl der großgeschriebenen Buchstaben die Längenwerte 0 bis 4 zugeordnet, so betragen die σ-Werte für die Nachkommenschaften der Monohybriden $\frac{\sqrt{2}}{2}$, die für die Nachkommenschaften der Dihybriden 1. Im angenommenen Falle treten in F_2 die folgenden homozygoten Genotypen auf: 1 AABB, 1 AAbb, 1 aaBB, 1 aabb. Der Mittelwert aus den Längen sämtlicher Homozygoten ist $\frac{1 \cdot 4 + 2 \cdot 2 + 1 \cdot 0}{4} = 2$. Die Monohybriden mit einem σ-Wert $= \frac{\sqrt{2}}{2}$ werden repräsentiert durch 3wertige (AABb und AaBB) und 1wertige (Aabb und aaBb) Genotypen. Dem verschiedenen Längenwert entsprechend wird der Quotient σ/M für die ersteren $0{,}71 : 3 = 0{,}24$, für die letzteren $0{,}71 : 1 = 0{,}71$. Das σ der dihybriden AaBb-Genotypen ist $= 1$, ihr Längenwert $= 2$ und ihr Variationskoeffizient $= 0{,}5$. Ordnet man die verschiedenen Genotypen nach der Größe ihrer Variationskoeffizienten, so erhält man

V.-K.	Häufigkeit	Genotypen	Längenmittel
0	4mal	AABB + AAbb + aaBB + aabb	2
0,24	4 „	2 AABb + 2 AaBB	3
0,5	4 „	4 AaBb	2
0,71	4 „	2 Aabb + 2 aaBb	1

Unterhalb der Mediane sinkt mit der Abnahme der durch σ/M ausgedrückten Variabilität von 0,24 auf 0 auch das Längenmittel von 3 auf 2, die Korrelation ist also positiv; oberhalb der Mediane ist sie aber negativ.

Für diese Bestimmung ist der Variationskoeffizient bzw. der Quotient σ/M auch aus dem Grunde das brauchbarste Variationsmaß, weil er die Unterschiede der umweltbedingten Variation (Paravariation) zum Teil ausgleicht. Das läßt sich am besten bei reinen Linien demonstrieren, bei denen die Idiovariation von vornherein ausgeschlossen ist. Die Elternlinien der Kreuzungen ergaben 1937 für die Stengellänge folgende Zahlen:

Tabelle 5

	Mittelwert M cm	Standardabweichung cm	Variationskoeffizient v %	Individuenzahl n
Cypern NH 6D	37,19	2,42	6,51	26
Cypern NH 6C	34,41	3,32	9,64	17
Cypern NH 6H	33,78	3,34	9,90	9
Mittelwerte der Variationsmaße		3,03	8,68	
Weimar 13/2B1	48,70	4,94	10,15	10
Weimar 13/2B1C	43,25	4,00	9,25	24
Weimar 13/2B1D	42,53	2,53	5,95	19
Weimar 13/2B1E	43,15	3,69	8,55	46
Mittelwerte der Variationsmaße		3,79	8,48	
Stockholm 1/2L1	70,25	5,40	7,68	8
Stockholm 1/2E1	71,73	3,50	4,88	11
Stockholm 1/2E2	69,50	6,72	9,66	10
Stockholm 1/2E3	71,27	5,49	7,70	11
Stockholm 1/1B1	77,31	7,00	9,05	7
Mittelwerte der Variationsmaße		5,62	7,79	

Die drei Mittelwerte der Standardabweichungen 3,03 —3,79 — 5,62 sind prozentual stärker verschieden als die drei Mittelwerte der Variationskoeffizienten: 8,68 — 8,48 — 7,79, d. h. die durch den Variationskoeffizienten gemessene Paravariation zeigt in verschiedenen Nachkommenschaften geringere Unterschiede als die durch die Standardabweichung gemessene Paravariation.

Aus den Mittelwerten der Stengellänge und den zugehörigen Variationskoeffizienten ergaben sich nun bei den F_3-Familien der drei Kreuzungen folgende Korrelationskoeffizienten:

Tabelle 6

Kreuzung und Jahrgang	Korrelationskoeffizient	
	unterhalb der Mittelwertmediane	oberhalb der Mittelwertmediane
Stockholm × Weimar 1931	+ 0,46 ± 0,14	— 0,23 ± 0,16
Weimar × Cypern 1936	+ 0,026 ± 0,18	— 0,027 ± 0,18
Cypern × Stockholm 1936	+ 0,21 ± 0,16	— 0,032 ± 0,16
Faktorenschema für die Kreuzung Stockholm × Weimar	+ 0,38	— 0,58 [1]

In allen drei Kreuzungen steigt also zunächst mit zunehmender Länge der Wert des Variationskoeffizienten; oberhalb der Mediane nimmt sein Wert dagegen mit zunehmender Länge des nachgebauten Individuums ab. Das Versuchsmaterial entspricht also den bei einer Mendelspaltung zu erwartenden Verhältnissen.

Da spaltende Faktoren in charakteristischer Weise auf die Idiovariation einwirken, kann man umgekehrt aus der Idiovariation auf Faktorenunterschiede schließen. Die Genotypen der F_2-Pflanzen einer Kreuzung stellen verschiedene Kombinationen der in der Kreuzung spaltenden Faktoren für ein quantitatives Merkmal dar. Sie sind in bezug auf diese Faktoren von verschiedenem Grade der Heterozygotie, der durch die Idiovariation ihrer Nachkommenschaften zum Ausdruck kommt. In bezug auf irgendein in der Kreuzung spaltendes Faktorenpaar X—x ist die Hälfte der F_2-Pflanzen homozygot: XX + xx, die andere Hälfte heterozygot: 2 Xx. Bei den Nachkommenschaften der Genotypen der ersten Kategorie wird die Variabilität des quantitativen Merkmals nicht durch Spaltung des X-Faktorenpaares beeinflußt, während sie bei den Nachkommenschaften der heterozygoten Genotypen erhöht wird. Die F_3-Familien einer Kreuzung, bei der ein quantitatives Merkmal nur in bezug auf den Faktor X spaltet, müssen sich hinsichtlich der Idiovariation des quantitativen Merkmals auf zwei Klassen verteilen, die dem nichtspaltenden und dem spaltenden Typus entsprechen. Demgemäß müssen die Variabilitätsmaße der F_3-Familien also zweigipfelige Verteilungskurven ergeben. Bei der Spaltung mehrerer auf dasselbe Merkmal wirkender Allelenpaare muß die Kurve der Variabilitätswerte zunächst mehr als zwei Gipfel zeigen; jedoch werden diese mit zunehmender Faktorenzahl und abnehmendem Wirkungsanteil der Einzelgene immer mehr ineinander übergehen und die Kurve wird sich der idealen Binomialkurve immer mehr nähern.

Es ist die Frage, welches Variationsmaß für die Durchführung einer Analyse auf der Grundlage dieser Überlegungen am besten geeignet ist. Da der Variationskoeffizient die

[1]) Auf die Ursache der Größenunterschiede zwischen den positiven und negativen Korrelationskoeffizienten wird später (S. 49) eingegangen werden.

Unterschiede der Paravariation zum Teil ausgleicht (S. 28), könnte man vermuten, daß dieses Maß für unseren Zweck besser geeignet sei als die Standardabweichung. Wenn in der zu untersuchenden Kreuzung nur ein Faktorenunterschied vorhanden ist, trifft die Vermutung zu. Meist wird man es aber — wie in unserem Falle — mit mehreren Faktorenunterschieden zu tun haben, und es wird sich darum handeln, zu untersuchen, ob stärkere Faktoren darunter sind, welche eine Mehrgipfeligkeit bei der Verteilung der Variationsmaße hervorrufen. In diesem Falle tritt nicht nur die durch die Paravariation bewirkte Streuung als Störungsmoment auf, sondern diese wird noch durch die auf die Spaltung der Nebenfaktoren zurückzuführende Streuung überlagert. Bei Anwendung des Variationskoeffizienten räumt man dabei den schwächer wirkenden Faktoren auf dem Wege über den Mittelwert einen verhältnismäßig großen Einfluß ein, während wie S. 41—46 gezeigt wird, die Wirkung der schwächeren Faktoren auf die Standardabweichung im Verhältnis zu der der stärkeren Faktoren wesentlich geringer ist als ihrem Anteil an der Wirkung auf das quantitative Merkmal entspricht. In den meisten praktischen Fällen wird es also günstiger sein, die Standardabweichung als Variationsmaß bei der genetischen Analyse zu verwenden.

Die Verteilung der σ-Werte für die Stengellängen der F_3-Familien der drei Kreuzungen ist in Tab. 7 und in den Figuren 2*a* und 2*b* wiedergegeben. Außerdem zeigt die Tab. 7 auch die Verteilung der Werte des Variationskoeffizienten für die Kreuzung Stockholm × Weimar im Vergleich zu der als Kurve dargestellten σ-Verteilung.

Tabelle 7

Stockholm × Weimar	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	Variationskoeffizient %
(1931)	2	4	16	2	10	11	13	4	1	1	1	Anzahl der F_3-Familien
Weimar × Cypern	2	3	4									Standardabweichungen in cm
(1936)	6	39	18									Anzahl der F_3-Familien
Cypern × Stockholm	2	3	4	5	6	7						Standardabweichungen in cm
(1936)	4	14	27	22	6	4						Anzahl der F_3-Familien

Bei den beiden Kreuzungen Stockholm × Weimar und Cypern × Stockholm, bei denen die Eltern sich stärker in der Länge unterscheiden (23 bzw. 40 cm), variieren die Standardabweichungen über größere Intervalle als bei der Kreuzung Weimar × Cypern, für die der Unterschied der Eltern nur 13 cm betrug. Auch die Korrelationskoeffizienten für die Beziehung zwischen den Mittelwerten und Variationskoeffizienten der F_3-Familien waren bei den beiden ersteren Kreuzungen höher als bei der Kreuzung Weimar × Cypern (Tab. 6). Durch die Variationsbreiten der Standardabweichungen und die Größe der Korrelationskoeffizienten kommen also genotypische Differenzen der Eltern zum Ausdruck.

Am eingehendsten und über die größte Generationszahl verfolgt wurde die Kreuzung Stockholm × Weimar, deren Resultate daher auch am eingehendsten behandelt werden sollen. Die Bestimmung der σ-Werte gab Zahlen von 3,40 cm bis 13,60 cm. Sie zeigen Anhäufungen um zwei Zentren, was besonders in einer graphischen Darstellung zum Ausdruck kommt, bei der entweder jeder einzelne Wert als Punkt etwa von 1 qmm Größe längs einer Linie aufgetragen oder die Einzelwerte in Klassen zusammengefaßt werden. Bei der üblichen Darstellung der Verteilung der gefundenen Werte als Variationspolygone

zeigt sich die Gruppierung um deutlich auseinanderliegende Werte augenfällig. Um eine Beeinflussung des Urteils über die Variation durch Willkür der Klasseneinteilung auszuschließen, wurde in der Fig. 2 einmal die Variabilität mit einer Klasseneinteilung von 1 cm (Fig. 2*a*), das andere Mal mit einer Einteilung von 0,5 cm (Fig. 2*b*) dargestellt. Alle Darstellungen stimmen darin überein, daß die Kurve der Variabilitätswerte nicht der eingipfeligen Binomialkurve entspricht. Daß es sich dabei nicht um eine zufällige Abwandlung der gewöhnlichen Variantenverteilung handelt, ergibt sich aus dem Vergleich der erhaltenen Verteilung mit der binomialen nach der χ^2-Methode (Fisher 1934). Als χ^2 ergab sich bei $n - 1 = 7$ Freiheitsgraden der Wert 15,56 und damit eine Wahr-

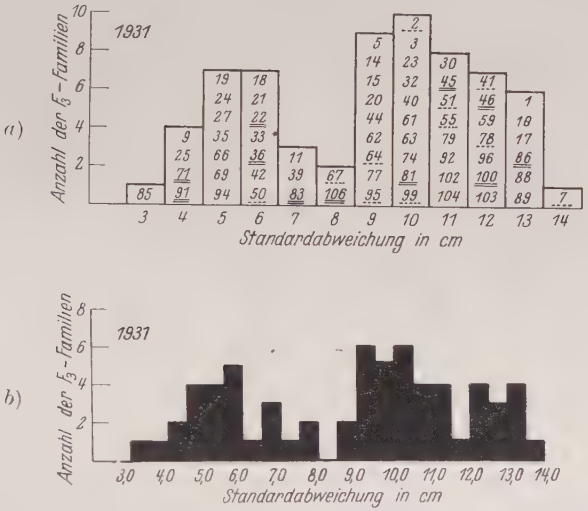


Fig. 2. Verteilung der σ-Werte von 65 F_3-Familien. *a* = mit einer Klassengröße von 1 cm; *b* = mit einer Klassengröße von $^1/_2$ cm.

scheinlichkeitszahl P für ein Zufallsergebnis von $P \sim 0{,}03$. Vergleicht man nun weiter die Kurven der Fig. 2 miteinander, so zeigen beide Zeichnungen, daß der Bereich der niedrigen σ-Werte unterhalb $\sigma = 8$ cm sich deutlich von den übrigen absetzt. Innerhalb dieses Bereichs liegt eine ziemlich symmetrische Verteilung der Einzelvarianten vor. Im Bezirk der größeren Werte zeigt Fig. 2*b* zwischen $\sigma = 11$ und 12 cm nochmals einen Einschnitt, der den fast geradlinigen Verlauf der Kurve aber nur für einen Zwischenraum von 0,5 cm unterbricht. Berücksichtigt man, daß auf die 22 Klassen bei dieser Einteilung nur 64 Varianten kommen, so kann dieser Unregelmäßigkeit wohl keine Bedeutung zugesprochen werden. Bei einer Einteilung der Varianten in 12 Klassen von je 1 cm verschwindet der kleine Einschnitt. Es bleibt aber die deutliche Trennung des Bereichs der σ-Werte von 3 bis 8 cm von den höheren Werten erhalten. Wenn diese in der Zeichnung zum Ausdruck kommende Zweigipfeligkeit genetische Bedeutung hat, so würde auf das Vorhandensein eines Faktorenpaares zu schließen

sein, das sich durch seine größere Wirkung von den übrigen auf die Länge wirkenden Faktoren unterscheidet, die wegen des Fehlens homozygoter Pflanzen in F_2 noch vorhanden sein müssen. Bevor aber dieser Schluß gezogen werden kann, ist eine Prüfung notwendig, ob die aus einer solchen Annahme sich ergebenden Konsequenzen erfüllt werden. Eine solche Prüfung ist um so notwendiger, als die Zweigipfeligkeit der Kurvenbilder mathematisch nicht nachzuweisen ist, wie ja überhaupt die mathematische Behandlung genetischer Fragen nur eine negative Bedeutung hat. Wir können u. U. gewisse Möglichkeiten ausschließen, sie aber nicht beweisen.

Beim Vorliegen eines „starken" Faktorenpaares für die Stengellänge besteht die F_2 aus 50 % Homozygoten (25 % XX und 25 % xx) und 50 % Xx-Heterozygoten. Es müßte sich für die σ-Werte der F_3-Familien eine zweigipfelige Verteilung ergeben, bei der auf jeden der beiden Gipfelbereiche die Hälfte der F_3-Familien entfällt. Bei unserer tatsächlich erhaltenen Kurve fallen jedoch in den rechten Gipfelbereich mehr Familien als in den linken. Dies dürfte zum großen Teil darauf beruhen, daß im Jahre 1931 die Randpflanzen, die bevorzugt extreme Abweicher liefern, und ausgesprochene Kümmerpflanzen, die ebenfalls die Variabilität stark erhöhen, nicht von der Messung ausgeschieden wurden wie das bei den späteren Messungen geschah (vgl. S. 20). Die Variabilität von Familien, in denen neben üppig wachsenden Randpflanzen auch Kümmerpflanzen auftraten, mußte daher höher erscheinen, als es ihrem Genotypus entsprach. Tatsächlich führte die Prüfung in F_4 zu dem Ergebnis, daß sich unter den 15 im Jahre 1936 nachgebauten Familien des rechten Kurvenbezirks 5 oder 6 befanden, die ihrer genetischen Konstitution nach zum linken Kurvenbezirk gehören, während umgekehrt von 7 Familien des linken Kurvenbezirks nur 1 oder 2 genetisch zum rechten Kurvenbezirk gehörten. Drei weitere, erst 1937 geprüfte Familien gehörten ebenfalls genetisch in den ersten Gipfelbezirk. Zur weiteren Kontrolle wurden außerdem 5 F_4-Familien in F_5 verfolgt. Tabelle 8 gibt eine Übersicht über die Daten der F_3-Familien dieser Stämme und die aus der F_4 und F_5 festgestellten Variationstypen. Die Standardabweichungen der F_4-Familien der nachgebauten Stämme variieren demnach teils eingipfelig mit Beschränkung auf niedrigere Werte, teils zweigipfelig oder angenähert zweigipfelig mit größeren Variationsbreiten. Der eingipfelige Typus der σ-Variation soll Typus 1, der zweigipfelige Typus 2 genannt werden. Die Nummern der Familien, deren Nachkommenschaften den Variationstypus 1 ergaben, sind in den Figuren zweimal, diejenigen, die den Variationstypus 2 ergaben, einmal unterstrichen. Während sowohl Typus 1 als auch Typus 2 bei einem Teil der Linien in F_4 in charakteristischer Form auftraten, war bei einem anderen Teil der zum Typus 2 gezählten Linien die Verteilung der σ-Werte uncharakteristisch. Als Beispiel für Typus 1 sei die Verteilung für die F_4-Familien von Linie 83, als Beispiel für Typus 2 mit charakteristischer Zweigipfeligkeit die Verteilung für die F_4-Familien der Linie 7 angegeben. Linie 67 ergab dagegen die am stärksten vom Typus abweichende Verteilung von den Linien des zweiten Typus (Fig. 3). Für ihre Zugehörigkeit zum Variationstypus 2 spricht nur das Verhalten der Längenmittelwerte ihrer Nachkommenschaften.

Tabelle 8. Daten der F_3-Familien (1931) der Kreuzung Stockholm × Weimar, von denen 1936 Nachkommenschaften (F_4-Linien) angebaut wurden, und die Variationstypen der letzteren.

Nummer der F_3-Familie	Standardabweichung in cm σ	Längen-Mittelwert in cm M	Pflanzenzahl n	davon 1936 nachgebaut	Variationstyp der F_4-Linie
91	3,74	45,20	57	30	1
71	4,31	42,50	57	30	1
36	5,67	48,30	51	30	1
83	7,35	78,86	49	30	1
50	6,05	48,90	56	30	2
22	6,46	56,40	52	30	1
67	7,90	49,60	54	30	2
106	8,02	60,00	51	30	1
64	9,25	55,40	57	30	2
95	9,38	51,50	54	30	2
81	9,75	81,31	51	30	1
99	10,30	55,40	55	30	2
2	10,40	55,20	53	30	2
55	11,10	60,00	54	30	2
51	11,20	56,90	54	30	2
45	11,25	66,60	55	30	1
46	11,70	73,10	36	30	1
41	11,90	65,60	58	53	2
78	12,30	57,60	57	53	2
100	12,40	67,50	51	44	1
86	13,09	63,70	56	53	1
7	13,60	49,70	56	53	2
Von den folgenden F_3-Familien wurden 1937 F_4-Linien angebaut:					
25	4,40	47,10	30	21	1
33	6,12	50,60	19	15	1
42	5,79	50,30	48	24	1

Daten der F_4-Familien (1936), von denen 1937 F_5-Linien angebaut wurden. (Bei Linie 64 sind sowohl Stengellänge- wie Blütezeitdaten angegeben. Die ersteren sind mit S, die letzteren mit B gekennzeichnet.)

Nummer der F_4-Familie	Standardabweichung in cm bzw. Tagen	Mittelwert in cm bzw. Tagen M	Pflanzenzahl n	davon 1937 nachgebaut	Variationstyp der F_5-Linie
83 M	2,88	63,76	38	30	1
83 V	4,68	66,56	34	30	1
64 AC	S 5,94 cm	49,27 cm	41	30	2
	B 2,42 Tage	71,71 Tage			
64 D	S 6,62 cm	55,22 cm	45	30	2
	B 2,87 Tage	74,07 Tage			
64 W	S 2,34 cm	43,37 cm	41	30	1
	B 0,87 Tage	68,85 Tage			

Für Familien, die zu einer reinen Linie gehören, muß sich naturgemäß der Variationstypus 1 ergeben. Daß dies für die Linie Weimar 8 C, eine Schwesterlinie des Kreuzungselters, zutrifft, geht aus Fig. 3*d* hervor[1]).

Um den Gegensatz zwischen den beiden bei der Kreuzung Stockholm × Weimar auftretenden Variationstypen statistisch zu sichern, wurden die Verteilungen der Standardabweichungen nach der χ^2-Methode mit der binomialen Verteilung verglichen. Es zeigte sich aber, daß diese Art der statistischen Prüfung

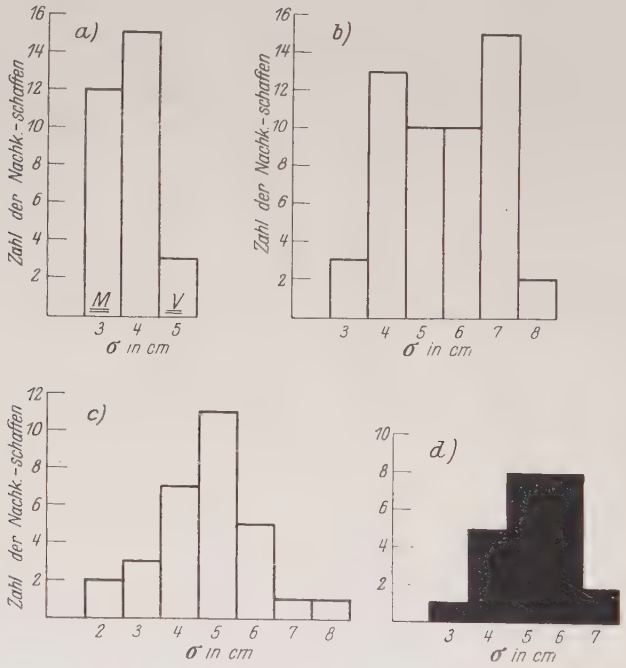


Fig. 3. Verteilungen der Standardabweichungen aus den Maßen der Stengellänge für die F_4-Familien der Stämme 83, 7 und 67 und für Familien der Linie Weimar 8 C. *a* = Variationstypus 1: Stamm 83. *b* = Variationstypus 2: Stamm 7. *c* = Übergangstypus (genetisch Typus 2): Stamm 67. *d* = Variationstypus einer reinen Linie Weimar 8 C.

in diesem Falle kein Kriterium für die ein- oder zweigipfelige Verteilung der Varianten abgibt. Die Standardabweichungen der F_3-Familien und diejenigen der F_4-Familien der Linie 7, die zweigipfelig verteilt sind, ergaben allerdings große, statistisch bedeutende Abweichungen von der Binomialverteilung.

[1]) Da die 24 Familien der Linie Weimar 8 C im Jahre 1937 angebaut wurden, ist die Verteilung in bezug auf die Variationsbreite der σ-Werte nicht mit den übrigen Verteilungen der Fig. 3, die aus Daten aus dem Jahre 1936 erhalten wurden, zu vergleichen. Bei Stamm 83, von dem auch 1937 zwei Linien angebaut wurden, zeigte sich nun, daß die Variablität im Jahre 1937 größer war als im Jahre 1936 (Fig. 3, Fig. 4). Somit ergibt die Verteilung für die Linie Weimar 8 C also keinen Widerspruch zu der Erwartung, daß die Variabilität bei gleicher Lebenslage in reinen Linien geringer ist als in spaltenden Nachkommenschaften.

Andererseits brachten aber auch typisch eingipfelige Kurven wie die für die F_4-Familien der Linien 36 und 71 infolge ihrer linksseitigen Asymmetrie ebenfalls erhebliche Abweichungen von der Binomialverteilung. Die übrigen Linien wiederum sowohl die ein- wie die zweigipfelig variierenden gaben keine gesicherten Unterschiede gegenüber der idealen binomialen Verteilung. Eine sichere Abgrenzung von Typus 1 gegen Typus 2 wurde jedenfalls auf diesem Wege nicht erreicht.

Diese Unsicherheit in der Abgrenzung der beiden Variationstypen führt zu der Frage, ob die Unterscheidung der beiden Typen überhaupt genetisch bedingt ist, und darüber hinaus, ob eine solche Verschiedenheit die Annahme eines einzigen Faktorenunterschiedes mit stärkerer Wirkung rechtfertigt. Man könnte nämlich einwenden, daß der eingipfelige und der zweigipfelige Typus möglicherweise die Extreme umweltbedingter Variationserscheinungen darstellen, zumal da die beiden Typen durch Übergänge miteinander verbunden sind, eine Annahme, die wegen der vorkommenden charakteristisch zweigipfeligen Verteilungen mit hohen Abweichungen von der Binomialverteilung allerdings wenig wahrscheinlich ist. Um die genetische Bedeutung der beiden Variationstypen klarzustellen, ist zu prüfen: 1. das Verhältnis der Häufigkeiten der Varianten der beiden Gipfelbereiche der F_3-σ-Verteilung, und 2. wie oft der Variationstypus 1 und der Variationstypus 2 unter den Linien auftreten, deren F_3-Familien dem Bereich des linken bzw. dem Bereich des rechten Kurvengipfels der F_3-σ-Verteilung angehören, und 3. das Verhältnis der Anzahl von Typus 1 zu der Anzahl von Typus 2 unter den 22 in F_4 verfolgten Linien; 4. wie die nachgebauten Linien der Stämme vom Typus 1 und der Stämme vom Typus 2 sich in F_5 verhielten.

Diese Prüfung der Nachkommenschaften der Kreuzung Stockholm × Weimar führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Grenzt man die beiden Gipfel der F_3-σ-Verteilung bei $\sigma = 8$ cm gegeneinander ab (Fig. 2), so entfallen auf den linken Gipfel 23, auf den rechten 42 F_3-Familien.

2. Von den 7 nachgebauten Familien des linken Teiles der σ-Kurve gehören 5 bzw. 6 zum Variationstypus 1. Eine bzw. zwei Familien gaben Nachkommenschaften des Variationstypus 2. Auf den rechten Kurvenbezirk entfallen 15 der nachgebauten Familien. Davon brachten 6 bzw. 5 wieder Nachkommenschaften vom Variationstypus 1, weitere 9 bzw. 10 ergaben Nachkommenschaften des Variationstypus 2. Während also die auf den linken Kurvengipfel entfallenden nachgebauten Familien in der Mehrzahl vom Typus 1 waren, gehörten die auf den rechten Kurvengipfel entfallenden nachgebauten Familien in der Mehrzahl zum Typus 2.

3. Da 11 der in F_4 verfolgten Linien zum Typus 1, 11 zum Typus 2 gezählt wurden, ergibt sich ein genaues 1 : 1-Verhältnis für die Häufigkeiten der beiden Typen.

4. Als Beispiel für Typus 1 wurde Linie 83, als Beispiel für Typus 2 Linie 64 in F_5 verfolgt. Bei Linie 83 ergaben die beiden ausgewählten F_4-Familien 83 M und 83 V eingipfelige Variationskurven der σ-Werte (Fig. 4). Die Standardabweichungen der F_5-Familien der beiden Linien erreichen höhere Werte als

die Standardabweichungen der F_5-Familien ihrer Elterlinie 83. Das ist auf Zunahme der Paravariation im Jahre 1937 gegenüber 1936 zurückzuführen.

Von der Linie 64 (Fig. 5) wurden 3 Familien in F_5 verfolgt. Während die Linie 64 W, deren Elterfamilie von sehr geringer Variabilität war, eindeutig

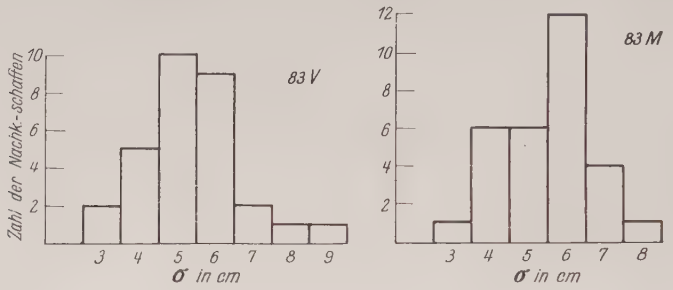


Fig. 4. Verteilungen der Standardabweichungen aus den Maßen der Stengellänge für die F_5-Familien der Linien 83 V und 83 M.

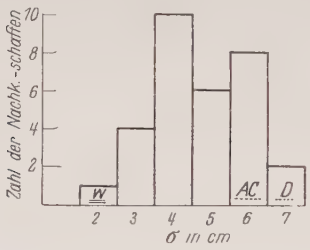


Fig. 5.
Verteilung der Standardabweichungen aus den Maßen der Stengellänge für die F_4-Familien des Stammes 64.

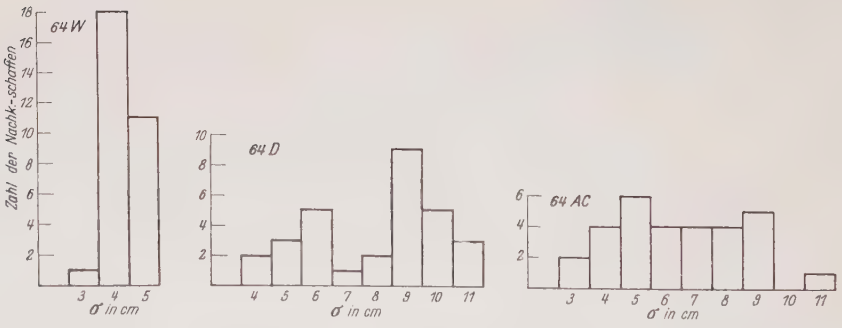


Fig. 6. Verteilungen der Standardabweichungen aus den Maßen der Stengellänge für die F_5-Familien der Linien 64 W, 64 D und 64 AC.

den eingipfeligen Variationstypus vertrat, ergaben die Linien 64 D und 64 AC, deren F_4-Familien hohe Standardabweichungen hatten, zweigipfelige Kurven für die σ-Werte ihrer F_5-Familien, mit erheblich größeren Variationsbreiten als die Kurve von 64 W (Fig. 6).

Die Ergebnisse 3 und 4 stimmen eindeutig mit den Erwartungen aus der Annahme eines stärkeren Faktorenunterschiedes überein, während die Er-

gebnisse 1 und 2 scheinbar Schwierigkeiten mit sich bringen. Beim Vorliegen eines einzigen stärkeren Faktorenunterschiedes (neben anderen schwächeren) wäre zu erwarten, daß die Standardabweichungen der F_3-Familien sich auf zwei gleichgroße Gruppen verteilen, die dem nichtspaltenden und dem spaltenden Typus entsprechen (vgl. S. 29). Für das Überwiegen des rechten Kurvengipfels der F_3-σ-Verteilung mit 42 gegenüber 23 Varianten in unserem Falle wurde schon als Erklärung angenommen, daß ein Teil der F_3-Familien des nichtspaltenden Typus infolge des Nichtausscheidens der Rand- und Kümmerpflanzen und infolge ungleichmäßiger Lebensbedingungen größere σ-Werte erhielt und damit in den Variationsbereich des spaltenden Typus hereinfiel. Bestätigt wird diese Vermutung durch das Ergebnis 2: Während von 7 nachgebauten F_3-Familien, deren σ-Werte in den Bereich des linken Kurvengipfels der F_3-σ-Verteilung hereinfielen, nur 1 bzw. 2 Linien mit dem für den Bereich des rechten Kurvengipfels der F_3-σ-Verteilung charakteristischen Variationstypus 2 ergaben, befanden sich unter den 15 nachgebauten F_3-Familien des rechten Kurvengipfels der F_3-σ-Verteilung 5 oder 6, deren Nachkommenschaften Linien mit dem für den linken Gipfelbereich charakteristischen Variationstypus 1 darstellten. Der rechte Gipfelbereich enthielt also mehr nichttypische Varianten als der linke. Die scheinbaren Widersprüche der Ergebnisse 1 und 2 zu der Annahme eines einzigen stärkeren Faktorenunterschiedes verlieren damit ihre Bedeutung um so mehr als die eindeutigen Ergebnisse von 4 für die Richtigkeit der Annahme sprechen.

Als bewiesen wollen wir die Annahme eines Hauptfaktors für die Stengellänge aber noch nicht betrachten. Die starke Veränderlichkeit der Umweltbedingungen, ferner die Tatsache, daß für die meisten zweigipfeligen Variationskurven nicht statistisch zu beweisen ist, daß sie zweigipfelig sind, machen es erforderlich, noch weitere Konsequenzen zu prüfen.

Die Gruppe der in bezug auf die Standardabweichung eingipfelig variierenden Linien (Typus 1) müßte auf F_2-Pflanzen zurückgehen, die in bezug auf ein Allelenpaar — es sei A-Allelenpaar genannt — homozygot waren, entweder AA oder aa, während die Linien der zweigipfelig variierenden Gruppe (Typus 2) von heterozygoten Aa-Pflanzen abstammen müßten. Die Linien vom Typus 1 müßten also eingipfelige Variation für die Mittelwerte ihrer Familien ergeben, und man müßte auch eingipfelige Verteilungen für diejenigen ihrer Familien erhalten, deren σ-Werte unterhalb bzw. oberhalb eines bestimmten σ-Wertes liegen. Die Verteilung der Mittelwerte sämtlicher Familien einer Linie vom Typus 2 dagegen müßte zwar zusammengenommen auch eingipfelig sein; es wären aber zweigipfelige Verteilungen zu erwarten, wenn man die Mittelwertverteilungen für die Familien der Linie, die dem Bereich des linken Kurvengipfels der zweigipfeligen σ-Verteilung angehören, und für die Familien, die dem Bereich des rechten Kurvengipfels dieser Verteilung angehören, gesondert betrachtet. Die typischen Familien des linken Gipfelbereichs haben zu 50 % die genotypische Zusammensetzung ∞ aa, zu 50 % die genotypische Zusammensetzung ∞ AA. Demgegenüber haben die typischen Familien des rechten Gipfelbereichs sämtlich die genotypische Zusammensetzung 1 aa + 2 Aa + 1 AA.

Die Längenmittelwerte der Familien, deren σ-Werte unterhalb der Mediane der σ-Werte liegen, müßten also bei einer Linie vom Typus 2 entsprechend den beiden Klassen der genotypischen Zusammensetzung zweigipfelig, die Mittelwerte der Familien, deren σ-Werte oberhalb der Mediane der σ-Werte liegen, dagegen eingipfelig variieren.

Tatsächlich ergaben die dem Variationstypus 1 zugeordneten Linien mit einer Ausnahme (Linie 45) eingipfelige Mittelwertverteilungen sowohl für diejenigen ihrer Familien, deren σ-Werte unterhalb als auch für diejenigen, deren

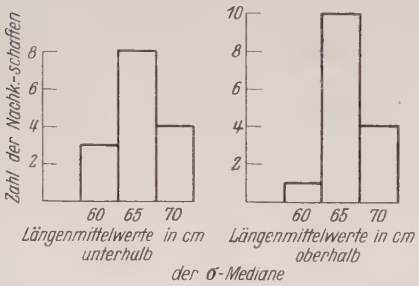


Fig. 7. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_4-Familien der Linie 83 unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

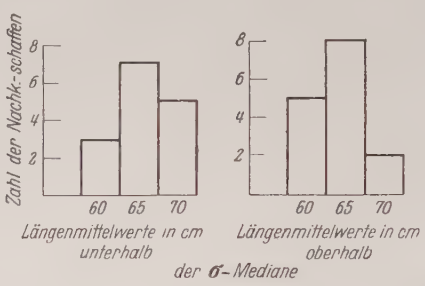


Fig. 8. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_5-Familien der Linie 83 M unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

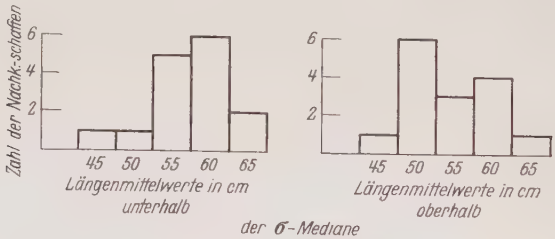


Fig. 9. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_4-Familien der Linie 45 unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

Mittelwerte oberhalb der Mediane der σ-Werte liegen. Als Beispiel für Typus 1 sind die Mittelwertverteilungen für Linie 83 dargestellt. Beide Verteilungen sind eingipfelig und stimmen in der Variationsbreite überein.

Auch bei den F_5-Familien der beiden Linien 83 V und 83 M trifft das zu. Fig. 8 zeigt die beiden Verteilungen von 83 M.

Abweichend ist die Variation der Mittelwerte bei der zum Typus 1 gehörenden Linie 45 (Fig. 9). Die beiden Mittelwertverteilungen erstrecken sich hier über ein verhältnismäßig großes Intervall (20 cm). Die Kurve der Mittelwerte oberhalb der σ-Mediane erscheint außerdem schwach zweigipfelig. Als gewichtiges Argument gegen unsere Annahme kann dieses Ergebnis aber schon deshalb nicht gewertet werden, weil der Umfang des Versuches gering und die Zweigipfeligkeit wenig ausgeprägt ist. Da die Mittelwerte der Nachkommen-

schaften der in der F_3-Familie dieser Linie ausgelesenen Extremvarianten eine maximale Differenz von 22,83 $\pm$ 1,06 cm ergaben, liegt es außerdem nahe, als Erklärung für das abweichende Verhalten anzunehmen, daß diese Linie in mehreren der übrigen Faktoren für die Stengellänge spaltet. Die Verteilungen der Mittelwerte bei den übrigen Linien vom Typus 1 sind eingipfelig. Bei der zum Typus 1 gehörenden Linie 46 variieren die Mittelwerte unterhalb der σ-Mediane zwischen 55 und 75 cm, während die Mittelwertverteilungen bei den meisten Linien vom Typus 1 nur eine Variationsbreite von 10 cm haben.

Von den Linien des Typus 2 hatte Linie 7 die am ausgeprägtesten zweigipfelige Verteilung der Standardabweichungen der F_4-Familien ergeben. Auch die Mittelwerte der Stengellängen für die F_4-Familien verhalten sich bei dieser Linie ganz nach Erwartung: sie variieren zweigipfelig unterhalb, eingipfelig

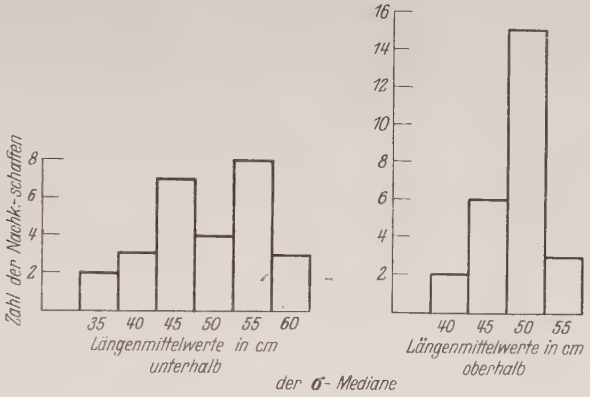


Fig. 10. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_4-Familien der Linie 7 unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

oberhalb der Mediane der σ-Werte und zwar fällt der Gipfel der eingipfeligen Verteilung mit dem Einschnitt der zweigipfeligen Verteilung zusammen. Das bedeutet, daß der Phänotypus der Heterozygote Aa etwa dem Mittelwert der Phänotypen der Homozygoten aa und AA entspricht, mit anderen Worten, daß die Heterozygote sich intermediär verhält (Fig. 10).

Charakteristisch zweigipfelige Verteilungen für die Mittelwerte unterhalb der σ-Mediane ergaben sich außerdem bei den zum zweiten Typus gehörenden Linien 41, 67 und 50. Die Mittelwerte oberhalb der σ-Mediane variieren in allen drei Fällen eingipfelig, und die Gipfel der eingipfeligen Kurven fallen mit den Einschnitten der zweigipfeligen zusammen. Bei Linie 50 bestätigten die Mittelwertverteilungen die Vermutung, daß die eingipfelig-tiefgipfelige Verteilung der Standardabweichungen mit großer Variationsbreite eine uncharakteristische Variationsform des zweiten Typus darstellt.

Bei den übrigen Linien vom Typus 2 sind die Verteilungen unterhalb der σ-Mediane nicht charakteristisch zweigipfelig. Die Zweigipfeligkeit ist aber entweder angedeutet oder die Verteilungen der Mittelwerte unterhalb der

σ-Mediane sind wenigstens tiefgipfelig, während die zugehörigen Verteilungen der Mittelwerte oberhalb der σ-Mediane hochgipfelig sind. Dies trifft für Linie 64 zu (Fig. 11). In mehreren Fällen ist auch die Variationsbreite für die Verteilungen der Mittelwerte unterhalb der σ-Mediane größer als die Variationsbreite für die Verteilung der Mittelwerte oberhalb der σ-Mediane.

Uncharakteristisch ist die Verteilung der Mittelwerte für die F_3-Familien unterhalb der σ-Mediane (Fig. 12). Die Abweichungen der Verteilungen der Mittelwerte unterhalb der σ-Mediane vom zweigipfeligen Typus bei den F_3-

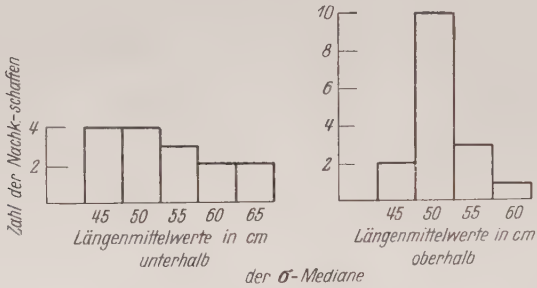


Fig. 11. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_4-Familien der Linie 64 unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

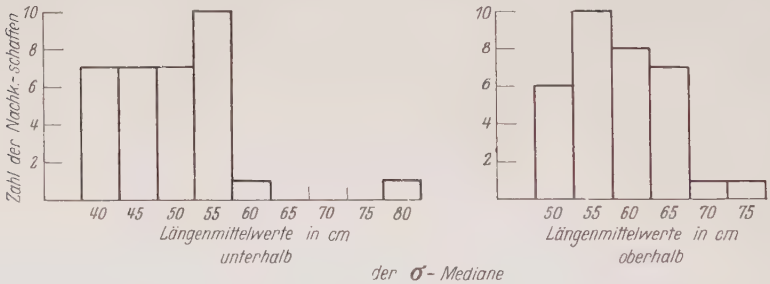


Fig. 12. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_3-Familien der Kreuzung Stockholm $\times$ Weimar unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

Familien und bei den F_4-Familien der einzelnen Linien sind aber teils auf die Wirkung der außer dem A-Allelenpaar vorhandenen Längenfaktoren, bei den F_4-Familien auch teils auf die geringe Anzahl der Familien zurückzuführen. Der erste Grund dürfte namentlich für das abweichende Verhalten der F_3-Familien maßgeblich sein, da bei ihnen Unterschiede in bezug auf alle in der Kreuzung spaltenden Längenfaktoren vorkommen, während die einzelnen Linien der vierten Generation in einem Teil der Längenfaktoren homozygot sind.

Homozygotie in einem Teil der Längenfaktoren ist besonders bei den Linien späterer Generationen zu erwarten. Diese Erwartung dürfte für die zum zweiten Typus gehörende F_5-Linie 64 D zutreffen, deren Mittelwerte sehr charakristische Verteilungen ergaben (Fig. 13).

Die Annahme eines stärkeren Faktorenunterschiedes für die Stengellänge in der Kreuzung Stockholm × Weimar wird also durch die Art der Variation der Längenmittelwerte weiter gestützt. Es soll jedoch hiermit die Prüfung der Konsequenzen aus der Annahme eines stärkeren Faktorenunterschiedes für die Länge noch nicht abgeschlossen werden. Spätere Untersuchungen (S. 50—54) führten auf ganz anderem Wege zu demselben Ergebnis. Hier steht zunächst eine andere Frage zur Diskussion:

Die Homozygotieprüfung hatte zu dem Ergebnis geführt, daß mindestens drei Faktorenunterschiede für die Stengellänge in der genannten Kreuzung vorhanden sind. Es ist daher die Frage zu klären, in welcher Weise der Längenunterschied der Eltern auf die Wirkung des Hauptfaktors und auf die Wirkungen der übrigen Faktoren zurückzuführen sind. Der Unterschied der Eltern beträgt etwa 27 cm. Die beiden zum Typus 1 gehörenden Linien 45 und 46 hatten hohe Differenzen aus den Mittelwerten der Nachkommenschaften ausgelesener Extremvarianten ergeben: Die Maximaldifferenzen betrugen 22,83 ± 1,06 cm bzw.

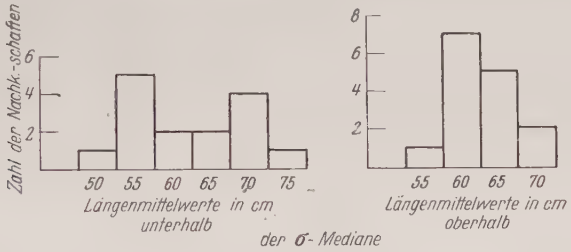


Fig. 13. Verteilungen der Längenmittelwerte für die F_5-Familien der Linie 64 D unterhalb und oberhalb der σ-Mediane.

29,94 ± 1,63 cm. In genotypischer Hinsicht sollten diese Differenzen allein auf die Wirkungen der schwächeren Faktorenpaare zurückzuführen sein. Die Umweltunterschiede können dabei allerdings eine überdurchschnittlich große Rolle spielen, namentlich bei Linie 46, wo die Differenz größer ist als der Unterschied der Eltern. Die beiden Linien ergaben aber große Variationsbreiten bei den Verteilungen der Längenmittelwerte der F_4-Familien (20 cm), so daß die Existenz großer genotypischer Unterschiede bezüglich der Stengellänge bei ihnen sichergestellt ist. Man muß daraus den Schluß ziehen, daß die gesamte Wirkung aller schwächeren Faktoren größer ist als die Wirkung des Hauptfaktors. Daß trotz dieser Verhältnisse charakteristisch zweigipfelige Verteilungen für die Standardabweichungen der F_3-Familien und der F_4-Familien vom Spaltungstypus auftreten können, zeigen die folgenden Überlegungen:

Um von den Variabilitätsverhältnissen bei der Abhängigkeit eines quantitativen Merkmals von einem Faktor mit stärkerer Wirkung und mehreren schwächer wirkenden Faktoren eine Vorstellung zu gewinnen, seien willkürlich die folgenden Annahmen gemacht: Die Wirkung des Faktors A sei = 3w (wo w eine zunächst nicht bestimmte Einheit bedeutet), die zweier weiterer Faktoren B_1 und B_2 je 2w. AA habe die Wirkung 6w, Aa die Wirkung 3w, aa die Wirkung 0,

B_1B_1 und B_2B_2 die Wirkung 4w, B_1b_1 und B_2b_2 die Wirkung 2w, b_1b_1 und b_2b_2 die Wirkung 0. Jeder der drei polymeren Faktoren soll sich also genau intermediär verhalten. Unter diesen Voraussetzungen ist die Wirkung des AA-Faktorenpaares 6w, die der beiden B-Faktorenpaare B_1B_1 und B_2B_2 zusammen 8w; die Gesamtwirkung der beiden schwächer wirkenden Faktorenpaare übertrifft also die des stärker wirkenden Paares.

Trägt man nun in ein Kombinationsquadrat zu den F_2-Genotypen die zugehörigen Wirkungswerte in w-Einheiten ein, die wir Rasmussons Beispiel folgend als Faktorenwerte bezeichnen, so ergibt sich die in Tabelle 9 aufgeführte Zusammenstellung. In praxi entsprechen aber die phänotypisch repräsentierten

Tabelle 9

AB_1B_2 AB_1B_2 14w 0_{00}	AB_1b_2 AB_1B_2 12w 0_{02}	Ab_1B_2 AB_1B_2 12w 0_{10}	aB_1B_2 AB_1B_2 11w I_{00}	Ab_1b_2 AB_1B_2 10w 0_{12}	aB_1b_2 AB_1B_2 9w I_{02}	ab_1B_2 AB_1B_2 9w I_{10}	ab_1b_2 AB_1B_2 7w I_{12}
AB_1B_2 AB_1b_2 12w 0_{02}	AB_1b_2 AB_1b_2 10w 0_{00}	Ab_1B_2 AB_1b_2 10w 0_{12}	aB_1B_2 AB_1b_2 9w I_{02}	Ab_1b_2 AB_1b_2 8w 0_{10}	aB_1b_2 AB_1b_2 7w I_{00}	ab_1B_2 AB_1b_2 7w I_{12}	ab_1b_2 AB_1b_2 5w I_{10}
AB_1B_2 Ab_1B_2 12w 0_{10}	AB_1b_2 Ab_1B_2 10w 0_{12}	Ab_1B_2 Ab_1B_2 10w 0_{00}	aB_1B_2 Ab_1B_2 9w I_{10}	Ab_1b_2 Ab_1B_2 8w 0_{02}	aB_1b_2 Ab_1B_2 7w I_{12}	ab_1B_2 Ab_1B_2 7w I_{00}	ab_1b_2 Ab_1B_2 5w I_{02}
AB_1B_2 aB_1B_2 11w I_{00}	AB_1b_2 aB_1B_2 9w I_{02}	Ab_1B_2 aB_1B_2 9w I_{10}	aB_1B_2 aB_1B_2 8w 0_{00}	Ab_1b_2 aB_1B_2 7w I_{12}	aB_1b_2 aB_1B_2 6w 0_{02}	ab_1B_2 aB_1B_2 6w 0_{10}	ab_1b_2 aB_1B_2 4w 0_{12}
AB_1B_2 Ab_1b_2 10w 0_{12}	AB_1b_2 Ab_1b_2 8w 0_{10}	Ab_1B_2 Ab_1b_2 8w 0_{02}	aB_1B_2 Ab_1b_2 7w I_{12}	Ab_1b_2 Ab_1b_2 6w 0_{00}	aB_1b_2 Ab_1b_2 5w I_{10}	ab_1B_2 Ab_1b_2 5w I_{02}	ab_1b_2 Ab_1b_2 3w I_{00}
AB_1B_2 aB_1b_2 9w I_{02}	AB_1b_2 aB_1b_2 7w I_{00}	Ab_1B_2 aB_1b_2 7w I_{12}	aB_1B_2 aB_1b_2 6w 0_{02}	Ab_1b_2 aB_1b_2 5w I_{10}	aB_1b_2 aB_1b_2 4w 0_{00}	ab_1B_2 aB_1b_2 4w 0_{12}	ab_1b_2 aB_1b_2 2w 0_{10}
AB_1B_2 ab_1B_2 9w I_{10}	AB_1b_2 ab_1B_2 7w I_{12}	Ab_1B_2 ab_1B_2 7w I_{00}	aB_1B_2 ab_1B_2 6w 0_{10}	Ab_1b_2 ab_1B_2 5w I_{02}	aB_1b_2 ab_1B_2 4w 0_{12}	ab_1B_2 ab_1B_2 4w 0_{00}	ab_1b_2 ab_1B_2 2w 0_{02}
AB_1B_2 ab_1b_2 7w I_{12}	AB_1b_2 ab_1b_2 5w I_{10}	Ab_1B_2 ab_1b_2 5w I_{02}	aB_1B_2 ab_1b_2 4w 0_{12}	Ab_1b_2 ab_1b_2 3w I_{00}	aB_1b_2 ab_1b_2 2w 0_{10}	ab_1B_2 ab_1b_2 2w 0_{02}	ab_1b_2 ab_1b_2 0w 0_{00}

Genwirkungen nur unter bestimmter Lebenslage und bestimmten anderen Voraussetzungen den Faktorenwerten, nämlich dann, wenn alle polymeren Faktoren, wie angenommen, sich intermediär verhalten und ihre Wirkungen sich addieren. In diesem Falle stimmt außerdem der Faktorenwert irgendeines Genotypus mit dem Mittelwert aus den Faktorenwerten seiner Nachkommenschaft überein. Die Verteilung der Faktorenwerte der F_2-Genotypen z. B. stimmt dann also mit der Verteilung der Mittelwerte des Faktorenwertes der F_3-Familien überein (vgl. S. 47). Durch Dominanz oder Prävalenz eines Teiles der polymeren Faktoren und durch Erscheinungen ihres Zusammenwirkens, die eine andere Gesamtwirkung hervorrufen als diejenige, die man durch Addition der Wirkungen der Einzelgene erhält, würden Abweichungen entstehen (vgl. S. 47/48).

Um die Verteilung der Standardabweichungen der F_3-Familien aus den angenommenen Faktorenwerten zu bestimmen, markieren wir den Grad der Heterozygotie der F_2-Genotypen durch ein Ziffernsystem, das zu den genotypischen Formeln in das Kombinationsquadrat eingetragen wurde. Und zwar bedeutet I heterozygot in A, 0 homozygot in A, der Index 1 bedeutet heterozygot in B_1, der Index 2 heterozygot in B_2, während eine 0 als Index an Stelle von 1 oder 2 Homozygotie in B_1 oder B_2 bedeutet. Diejenigen Genotypen, welche dieselbe Ziffernbezeichnung haben, sind von gleichem Grade der Heterozygotie und damit unter gleicher Lebenslage von gleicher Variabilität der Nachkommenschaft, d. h. von gleicher Idiovariation der Nachkommenschaft. Darüber hinaus stimmen aber auch die mit 0_{10} und 0_{02} und die mit I_{10} und I_{02} bezeichneten Genotypen in der Idiovariation der Nachkommenschaft überein. Demnach ergeben sich für die Idiovariation der F_3-Familien die folgenden 6 Gruppen:

0_{00}	0_{10} und 0_{02}	0_{12}	I_{00}	I_{10} und I_{02}	I_{12}

Von diesen sind die drei ersten im A-Faktor homozygot, die drei letzten im A-Faktor heterozygot.

Die Idiovariation der Nachkommenschaft für einen bestimmten Genotypus erhält man aus den genotypischen Formeln, die sich durch die Aufspaltung des betreffenden Genotypus ergeben. Die in w-Einheiten ausgedrückten Faktorenwerte dieser Genotypen werden zu einer Variationsreihe angeordnet und aus dieser das Variabilitätsmaß berechnet. Aus Zweckmäßigkeitsgründen benutzen wir dazu die Varianz, d. h. das Quadrat der Standardabweichung.

Als Beispiel sei die Berechnung für zwei Genotypenklassen durchgeführt. Genotypen der Klasse I_{00} spalten nur nach dem A-Faktor also in:

1 AA	2 Aa	1 aa	mit den Faktorenwerten.
6w	3w	0w	

Zu jeder der drei genotypischen Formeln gehört dieselbe homozygote Kombination der beiden B-Faktorenpaare. 3w ist der Mittelwert für die Reihe der Faktorenwerte. Das Quadrat der Standardabweichung:

$$\sigma^2 = \frac{2\,(3\,\mathrm{w})^2}{4} = \frac{9}{2}\,\mathrm{w}^2.$$

Genotypen der Klasse 0_{12} spalten nach dem Schema:

♀ \ ♂	B_1B_2	B_1b_2	b_1B_2	b_1b_2
B_1B_2	$B_1B_1B_2B_2$ 8w	$B_1B_1B_2b_2$ 6w	$B_1b_1B_2B_2$ 6w	$B_1b_1B_2b_2$ 4w
B_1b_2	$B_1b_1B_2b_2$ 6w	$B_1B_1b_2b_2$ 4w	$B_1b_1B_2b_2$ 4w	$B_1b_1b_2b_2$ 2w
b_1B_2	$B_1b_1B_2B_2$ 6w	$B_1b_1B_2b_2$ 4w	$b_1b_1B_2B_2$ 4w	$b_1b_1B_2b_2$ 2w
b_1b_2	$B_1b_1B_2b_2$ 4w	$B_1b_1b_2b_2$ 2w	$b_1b_1B_2b_2$ 2w	$b_1b_1b_2b_2$ 0

Daraus ergibt sich die Variationsreihe der Faktorenwerte:

	0	2w	4w	6w	8w	
Häufigkeit	1	4	6	4	1	Mittelwert: 4w.

Quadrat der Standardabweichung: $\sigma^2 = \frac{8\,(2\,\mathrm{w})^2 + 2\,(4\,\mathrm{w})^2}{16}$

$$\sigma^2 = 4\,\mathrm{w}^2.$$

Die Gruppe 0_{12} hat die größte Idiovariation der drei 0-Gruppen, die Gruppe I_{00} die geringste der drei I-Gruppen. Nach der Rechnung ist die Idiovariation der Gruppe I_{00} größer als die Idiovariation der Gruppe 0_{12}; folglich ist die Idiovariation der drei I-Gruppen größer als die Idiovariation der drei 0-Gruppen. In einer Frequenzverteilung für die Maße der Idiovariation der F_3-Familien werden also die beiden Hauptgruppen — die in A homozygoten und die in A heterozygoten Familien — voneinander geschieden, wenn man die Standardabweichung als Variationsmaß benutzt, obgleich die Gesamtwirkung der B-Faktorenpaare die des A-Faktorenpaares übertrifft.

Wegen des Vergleichs mit den experimentellen Ergebnissen ist es von Interesse, die Verteilung der Standardabweichungen der F_3-Familien aus dem Schema zu berechnen. Dazu machen wir speziellere Voraussetzungen: Die Einheit w des Faktorenwertes sei gleich 3 cm, die durch das Quadrat der Standardabweichung erfaßte Umweltvariation, die man in reinen Linien bestimmt: $\sigma^2 = 16\ \mathrm{cm}^2$. Für die Ausführung der Rechnung ist wesentlich, daß man die Variation der Faktorenwerte, die Idiovariation, mit der rein umweltbedingten Paravariation auf Grund der Formel: $\sigma_G^2 = \sigma_J^2 + \sigma_P^2$ vereinigen kann, wobei σ_G die Gesamtvariation, σ_J die Idiovariation und σ_P die Paravariation bedeutet.

Fisher (1934) nennt das Quadrat der Standardabweichung Varianz. In seiner Bezeichnungsweise lautet die Beziehung: Phänovarianz = Genovarianz + Paravarianz. Sie wird auf das Fehlerfortpflanzungsgesetz zurückgeführt.

Ich habe die Formel in folgender einfachen Weise abgeleitet: a bedeute die Abweichung des Faktorenwertes irgendeines Genotypus vom Mittelwert der Faktorenwerte für die betreffende Nachkommenschaft. Die Umwelteinflüsse haben zur Folge, daß das phänotypische quantitative Merkmal vom Faktorenwert abweicht. Seine Abweichung vom Mittelwert der phänotypischen Werte sei $a + \Delta$. Dann ist das Quadrat der Standardabweichung für die phänotypischen Werte, die Gesamtvariation:

$$\sigma_G^2 = \frac{\Sigma p (a + \Delta)^2}{n} = \frac{\Sigma p a^2}{n} + \frac{2 a p}{n} \Sigma \Delta + \frac{\Sigma p \Delta^2}{n}.$$

Die Werte von Δ als Wirkungen einer Vielzahl unkontrollierbarer Umwelteinflüsse ergeben eine symmetrische Verteilung mit positiven und negativen Werten, für die im Idealfalle $\Sigma \Delta = 0$ ist, so daß $\sigma_G^2 = \frac{\Sigma p a^2}{n} + \frac{\Sigma p \Delta^2}{n}$. Die rechte Seite der Gleichung erkennt man ohne weiteres als $\sigma_J^2 + \sigma_P^2$.

Mit Hilfe der Formel und unter den vorher gegebenen Voraussetzungen wurde die folgende Tabelle berechnet:

Tabelle 10

Gruppe	0_{00}	0_{10} u. 0_{02}	0_{12}	I_{00}	I_{10} u. I_{02}	I_{12}
σ_J^2	0	$2 w^2$	$4 w^2$	$\frac{9}{2} w^2$	$\frac{86}{16} w^2$	$\frac{544}{64} w^2$
σ_J^2 . . . . . für w = 3 cm	0	18	36	40,5	48,3	76,5
$\sigma = \sqrt{\sigma_J^2 + \sigma_P^2}$ . . . . $\sigma_P^2 = 16$	4	5,83	7,21	7,52	8,02	9,61
Individuenhäufigkeit in F_2 = Familienhäufigkeit in F_3 (Erwartung)	8	16	8	8	16	8

Die beiden letzten Reihen der Tabelle geben die Verteilung der Standardabweichungen der F_3-Familien wieder, die außerdem als Frequenzkurve dargestellt wurde (Fig. 14). Die σ-Werte 7,21 cm und 7,52 cm, welche die beiden Gipfelbereiche der zweigipfeligen Verteilung gegeneinander abgrenzen, sind sehr benachbart, die Gipfelbereiche also nur wenig voneinander getrennt. Während bei der Rechnung für die Paravariation in den einzelnen Familien derselbe Wert angenommen wurde, ist im Experiment die Paravariation in den einzelnen Familien verschieden. Dadurch entsteht eine Streuung der σ-Werte, die in einem praktischen Falle, der dem Faktorenschema entspricht, zur

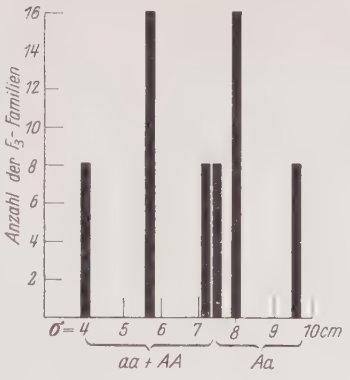


Fig. 14. Die zu erwartende Verteilung der Standardabweichungen für die F_3-Familien auf Grund des angenommenen Faktorenschemas.

Folge haben würde, daß die beiden Häufigkeiten 8 der Gruppen 0_{12} und I_{00} sich — nach Art der Klasseneinteilung verschieden — zu einem Gipfel vereinigen würden, der den Kurveneinschnitt nahezu ausfüllt. Bei einigen im A-Faktor spaltenden F_4-Linien und besonders bei verschiedenen Linien späterer Generationen allerdings wird die Trennung der Gipfelbereiche durch Homozygotie der B-Faktoren verbessert. Das Schema paßt jedenfalls gut zu den tatsächlichen Verhältnissen der σ-Variation in der Descendenz der Kreuzung Stockholm × Weimar, wenn auch die Zahl von 3 Faktoren und die genauen Verhältnisse ihrer Wirkung ganz willkürlich angenommen sind. Der Zweck der Ableitung war, zu zeigen, daß trotz größeren Gesamteffekts der schwächeren Faktoren die Wirkung des stärksten Faktors eine zweigipfelige Verteilung bedingen kann. Umgekehrt darf bei den experimentellen Daten aus dem Vorhandensein ein- und zweigipfeliger Verteilungskurven der Variabilitätsmasse auf die Existenz eines Faktors mit besonderer Wirkung auf die Stengellänge geschlossen werden.

Über das Zusammenwirken polymerer Faktoren

Bei den vorhergehenden Ableitungen war vorausgesetzt, daß die beteiligten Faktoren eine additive Wirkung besitzen. Das braucht jedoch keineswegs in allen Fällen zuzutreffen, und auch in den vorliegenden Versuchen scheint das Zusammenwirken der polymeren Faktoren von anderer Art zu sein.

Bei additiver Wirkung der Längenfaktoren müßten die Längenmittelwerte der F_3-Familien symmetrische Verteilungen ergeben. Für die Kreuzung Stockholm × Weimar trifft das aber doch nicht in vollkommener Weise zu:

Mittelwert in cm	40	45	50	55	60	65	70	75	80
Anzahl der F_3-Familien . .	7	7	13	20	9	5	1	1	2

Die Zahlenreihe zeigt vielmehr eine gewisse Rechtsschiefheit. Die nach der Formel von Lenz (E. Weber 1935) berechnete Schiefheitszahl beträgt S = + 0,13. Wenn diese Schiefheit genetisch bedingt ist, so läßt sie sich leicht nach der Hypothese von Rasmusson erklären. Dieser hat in theoretischen Ausführungen (1933) den Gedanken vertreten, daß bei polymer bedingten quantitativen Merkmalen der Anteil des einzelnen Gens an dem quantitativen Gesamteffekt um so geringer sei, je mehr der polymeren Faktoren vorhanden sind und hat diese Auffassung durch experimentelle Beispiele belegt (1935).

Ein weit extremeres Beispiel als die Kreuzung Stockholm × Weimar für ein von der symmetrischen Verteilung der F_3-Mittelwerte abweichendes Verhalten bot die Kreuzung Cypern × Stockholm. Die Stengellänge zeigte hier eine zunächst unerklärliche Spaltung. Die Mittelwerte der F_3-Familien lagen zwischen den Grenzen 30 und 50 cm, der Elternstamm Cypern erreicht eine Länge von 35, Stockholm von 70—75 cm. In der F_3-Familie 76, deren Längenmittelwert 51,46 cm betrug, trat jedoch eine Pflanze von 69 cm Länge auf — also ein sehr extremer Abweicher —, die dem Elter Stockholm sehr ähnlich war, was durch Anbau ihrer Nachkommenschaft noch deutlicher wurde. Diese stimmte auch in der Länge mit der benachbarten Stockholmfamilie überein. Während diese Familie 76 A einen Längenmittelwert von 70,22 cm ergab, wurde für die benachbarte Stockholmfamilie 70,25 cm bestimmt.

Das abweichende Spaltungsverhalten kann nicht durch die Annahme erklärt werden, daß die Längenfaktoren von Stockholm sich im Cypernplasma nicht vollständig auswirken könnten, da die F_2-Generationen der reziproken Kreuzungen sich nicht in der Länge unterschieden. Die Längenmittelwerte dieser F_2-Generationen waren:

Cypern × Stockholm	$57{,}10 \pm 0{,}74$ cm	n = 77
Stockholm × Cypern	$57{,}11 \pm 0{,}70$ cm	n = 69

Die Verteilung der F_3-Mittelwerte weist eine Schiefheit auf, die in einer Häufung der Werte an der rechten Seite besteht (Fig. 15).

Nach der Formel von Lenz ergab sich die Schiefheitszahl S = + 0,52. Dieser hohe Wert kann nicht ausschließlich auf der zufälligen Klasseneinteilung beruhen, sondern muß eine genetische Ursache haben. Die Annahme von Dominanz oder Prävalenz für die stärker wirkenden Gene würde zwar die Schiefheit erklären, steht aber mit der Tatsache in Widerspruch, daß die F_3-Mittelwerte nicht die Länge des Elters Stockholm erreichen. Das gleiche Argument ist gegen die Annahme einer Heterosiswirkung anzuführen, welche sonst ebenfalls die Schiefheit erklären könnte. Alle beobachteten Erscheinungen stimmen dagegen mit den Folgerungen aus Rasmussons Hypothese überein. Um die experimentellen Daten mit diesen Folgerungen zu vergleichen, leiten wir die nach Rasmussons Theorie zu erwartende Verteilung der F_3-Familien an Hand unseres Faktorenschemas ab.

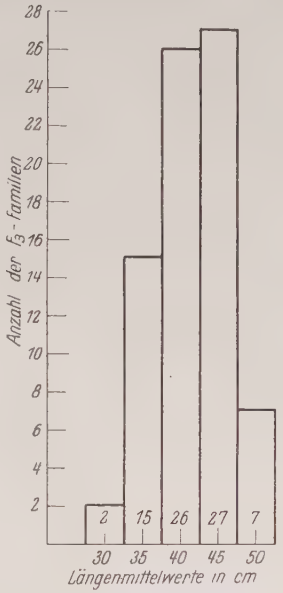


Fig. 15. Verteilung der F_3-Mittelwerte aus Stengellänge der Kreuzung Cypern × Stockholm.

Der Faktorenwert (vgl. S. 42/43) einer selbstbefruchtenden Pflanze stimmt mit dem Mittelwert aus den Faktorenwerten ihrer Nachkommenschaft überein. Der Genotypus $Aab_1b_1b_2b_2$ hat unseren früheren Annahmen entsprechend den Faktorenwert 3w, um den sich die Faktorenwerte der Nachkommenschaft symmetrisch gruppieren:

0w	3w	6w
1	2	1

Eine F_1 vom Genotypus $AaB_1b_1B_2b_2$ besitzt einen Faktorenwert 7w, der mit dem Mittelwert der Faktorenwerte der F_2 übereinstimmt, wie die folgende Verteilungsreihe zeigt:

0w	2w	3w	4w	5w	6w	7w	8w	9w	10w	11w	12w	14w
1	4	2	6	8	5	12	5	8	6	2	4	1

Diese Verteilung gilt auch für die Mittelwerte des Faktorenwertes der F_3-Familien. Unter der Voraussetzung einer um so stärker verminderten Genwirkung je mehr auf die Länge wirkende Gene vorhanden sind, erhält man dagegen eine

Verteilung mit rechtsseitiger Asymmetrie. Für die Faktorenwerte unseres Schemas seien folgende Wirkungsverminderungen willkürlich angenommen:

Enthält die Genformel									
6 große Buchstaben,	so	werden	vom	Faktorenwert	4	w-Einheiten	subtrahiert		
5 „	„	„	„	„	„	3	„	„	
4 „	„	„	„	„	„	2	„	„	
3 „	„	„	„	„	„	1	„	„	

Rasmusson bezeichnet die korrigierten Faktorenwerte als genotypische Werte. Die Verteilung nimmt dann folgende Form an:

0w	2w	3w	4w	5w	6w	7w	8w	9w	10w
1	4	2	6	12	14	12	8	4	1

Die rechtsseitige Asymmetrie ist ohne weiteres erkennbar. Man bemerkt aber auch als Folge der verminderten Genwirkung, daß die Verteilung nicht so weit in das Gebiet hoher Werte hineinreicht wie die ursprüngliche. Würden wir etwa der den Eltern Stockholm und Weimar gemeinsamen Kombination von Längenfaktoren eine Wirkung von 40 cm, jeder w-Einheit eine Wirkung von 3 cm zuschreiben, so wären bei unverminderter und verminderter Genwirkung die folgenden Verteilungen zu erwarten:

Faktorenwert bzw. genotypischer Wert	0w	2w	3w	4w	5w	6w	7w	8w	9w	10w	11w	12w	14w
in cm	40	46	49	52	55	58	61	64	67	70	73	76	81
Verteilung ohne Annahme v. verminderter Genwirkung	1	4	2	6	8	5	12	5	8	6	2	4	1
Verteilung mit Voraussetzung von verminderter Genwirkung	1	4	2	6	12	14	12	8	4	1			

Die Annahme von verminderter Genwirkung führt also zu zwei Besonderheiten: 1. Beschränkung auf niedrigere Werte gegenüber der Verteilung ohne Annahme von verminderter Genwirkung und 2. rechtsseitige Asymmetrie.

In unserem Falle erfüllt die Kreuzung Stockholm × Weimar das erste Kriterium anscheinend nicht (vgl. S. 46). Es ist aber möglich, daß die F_3-Mittelwertklassen durch zufällige Einflüsse unter den hohen Werten häufiger vertreten sind, als der Verteilung der genotypischen Werte entspricht. Das zweite Charakteristikum ist hier aber vorhanden: Die Schiefheitszahl beträgt $S = + 0{,}13$. Bei der Kreuzung Cypern × Stockholm traten demgegenüber eindeutig beide Charakteristika auf: Die F_3-Mittelwerte erreichen die Länge des Elters Stockholm nicht[1]), welche bei additiver Wirkung der Faktoren ebenso oft erreicht werden müßte wie der niedrige Wert des anderen Elters, und die Verteilung der F_3-Mittelwerte ist stark rechtsschief: $S = + 0{,}52$. Rechtsseitige Asymmetrie ist übrigens schon bei den beiden F_2-Längenverteilungen erkennbar, und zwar in den beiden reziproken Kreuzungen:

[1]) Erst in F_4 wurde eine Familie (76A) gefunden, deren Mittelwert mit dem des Elters Stockholm fast übereinstimmte (vgl. S. 25). Der Genotypus ihres F_3-Elters muß also bezüglich der Längenfaktoren mit dem von Stockholm weitgehend übereingestimmt haben.

Klassen der Stengellänge

	40	45	50	55	60	65	70 cm
C × S	1	5	11	24	19	13	4
S × C	1	3	7	23	24	10	1

Daß die F_2-Pflanzen der beiden Kreuzungen größere Längen erreichten als die F_3-Pflanzen der Kreuzung Cypern × Stockholm muß darauf zurückgeführt werden, daß die Lebensbedingungen für die Pflanzen im Jahre 1934 günstiger waren als im Jahre 1936.

Die verminderte Genwirkung erklärt auch, daß bei der Kreuzung Stockholm × Weimar und in weit stärkerem Grade bei der Kreuzung Cypern × Stockholm die positiven Korrelationskoeffizienten für die Beziehung zwischen den Mittelwerten und den Variationskoeffizienten der Stengellänge in F_3 unterhalb der Mittelwertmediane größer sind als die entsprechenden negativen Koeffizienten für die Korrelation oberhalb der Mittelwertmediane, die bei additiver Wirkung die höheren Absolutwerte haben müßten (vgl. Tab. 6).

Beispiele für verminderte Genwirkung sind bislang nur wenige bekannt, obwohl die verminderte Genwirkung bei wirklich gleichsinnigen Faktoren immer zu erwarten sein sollte. Rasmusson (1935) zeigte die Anwendbarkeit seiner Hypothese bei der Blütezeit von Erbsen; er bemerkt außerdem (1933), daß Åkerman für den Grad der Frühzeitigkeit zufällig herausgegriffener F_3-Familien einer Haferkreuzung schiefe Verteilungen erhielt. Ähnliches stellte ich in der Arbeit von Freeman über die Vererbung quantitativer Merkmale beim Weizen (1919) fest. Für das Datum der ersten Ähre ist auf Seite 19 jener Arbeit folgende F_3-Mittelwertverteilung einer Kreuzung angegeben:

Anbau in Ägypten

März			April											
25	27	29	31	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23
4	1	4	6	9	13	18	21	33	56	39	8	11	3	3

Nach der Formel von Johannsen habe ich für diese Verteilung die Schiefheitszahl S = — 1,12 berechnet. Die Verteilung für die F_3-Mittelwerte der Blattbreite derselben Kreuzung war dagegen symmetrisch: S = — 0,07. Nahezu symmetrische Verteilungen erhielt auch Smith (1936) bei der Länge der Blumenkronröhre des Tabaks. Wie Takezaki (1928) bemerkt, nahm Belling additive Wirkung für polymere Faktoren an, die auf die Hülsenlänge von *Stizolobium* wirken. Bei den Untersuchungen Takezakis (1928) bewährte sich die Annahme multiplikativer Wirkung bei Genen für die Ähren- und Grannenlänge der Gerste, wobei die Wirkungsfaktoren, die man multiplizieren muß, um die Gesamtwirkung zu erhalten, mit einer Ausnahme um geringe Beträge größer sind als 1. Beim Vorhandensein mehrerer dieser Faktoren ist also der Wirkungsanteil jedes einzelnen geringer, als er im Falle der Addition der Wirkungseinheiten sein würde.

Die Erscheinungen der verminderten Genwirkung lassen sich etwa in folgender Weise auf physiologische Zusammenhänge zurückführen: Eine quantitative Eigenschaft ist meist abhängig von einer Vielzahl von Faktoren, die in mannigfacher Weise wirken, die Stengellänge z. B. von Faktoren, welche die Zellteilungsrate bestimmen, aber auch von Ernährungsfaktoren. Wenn die Kombination der Ernährungsfaktoren unverändert bleibt, muß die maximale Länge, die unter gleichen Umweltbedingungen durch Vermehrung der Zellteilungsfaktoren erreicht werden kann, einen Grenzwert haben. Zellteilungsfaktoren, die in einen Genotypus eingeführt werden, der den Maximalwert der Länge bereits besitzt, werden wirkunslos sein, während ein Genotypus, dessen Länge von dem Grenzwert noch weit entfernt ist, durch Zufügung eines Gens aus der Reihe der gleichsinnig wirkenden Faktoren für die Zellteilungsrate einen relativ bedeutenden Längenzuwachs erfahren wird. Diese Erscheinungen stehen — worauf Rasmusson (1933) schon hingewiesen hat — in vollständiger Parallele mit der Abhängigkeit des Pflanzenwuchses von Ernährungsbedingungen. Die Kurven, die Mitscherlich (1906) für jene Beziehungen erhält, verlaufen in der Nachbarschaft des Koordinatenanfangs nahezu linear und nähern sich dann unter ständiger Verminderung ihres Anstiegs asymptotisch einer Horizontalen. Bei geringen Dosen der Nährstoffe werden deren Wirkungen also nahezu addiert. Entsprechendes ist auch für die Genwirkungen anzunehmen, wodurch die Addition der Wirkungen verständlich wird, wenn die quantitative Leistung der Faktoren weit hinter der Höchstleistung zurückbleibt.

Von starker Wirkung auf jeden Wachstumsprozeß und also auch auf die Stengellänge sind Faktoren, welche die Dauer des Wachstums bestimmen. Ein derartig wirkender Faktor spielt in unserem Versuchsmaterial tatsächlich eine Rolle und dürfte mit dem Hauptfaktor A identisch sein, wie aus den folgenden Ausführungen hervorgeht.

Untersuchung der Blütezeit bei Stamm 64 der Kreuzung Stockholm × Weimar

Eine in der Kreuzung Stockholm × Weimar festgestellte Beziehung zwischen Stengellänge und Blütezeit gab den Anlaß, die genetische Untersuchung auf die Blütezeit auszudehnen, um dabei einerseits die Brauchbarkeit der σ-Methode, andererseits die für die Stengellänge erhaltenen Ergebnisse nachzuprüfen. Es zeigte sich nämlich, daß bei den Pflanzen jener Kreuzung eine positive Korrelation zwischen Stengellänge und Blütezeit vorhanden war.

Bei den F_4-Familien der Linie 64 wurde der Tag der Entfaltung der Blüte des Hauptsprosses durch farbige Fäden markiert. Der Korrelationskoeffizient für die Mittelwerte der Stengellänge und die Mittelwerte für den Blühbeginn dieser Familien betrug: $r = + 0{,}81 \pm 0{,}06$; und die Standardabweichungen ergaben die folgende charakteristisch zweigipfelige Variationskurve (Fig. 16).

Der Vergleich des Variationspolygons mit der Binomialverteilung nach der χ^2-Methode ergab $\chi^2 = 24{,}55$ bei $n - 1 = 4$ Freiheitsgraden und somit $P \ll 0{,}01$. Es ist auch eindeutig, daß die sehr bedeutende Abweichung von der Binomialverteilung auf Zweigipfeligkeit beruht, die nicht durch Klasseneinteilung

teilung hervorgerufen wird, da sie bei Halbierung der Klassengröße erhalten bleibt. Der Einwand, daß die Zweigipfeligkeit hier eine zufällige Erscheinung sei, ist ganz unmöglich. Im Gegenteil ist es als sicher zu betrachten, daß hier eine Zweigipfeligkeit vorliegt, die auf eine bestimmte Ursache zurückgeht.

Von den in F_5 in bezug auf den Termin des Aufblühens verfolgten Linien ergab 64 W eine eingipfelige Variationskurve für die Standardabweichungen, und zwar mit geringer Variationsbreite (Fig. 17). Die Verteilungen der Standard-

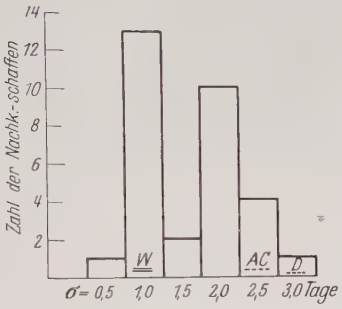


Fig. 16. Verteilung der Standardabweichungen aus den Daten für den Blühbeginn für die F_4-Familien der Linie 64.

Fig. 17. Verteilung der Standardabweichungen aus den Maßen für den Blühbeginn für die F_5-Familien der Linie 64 W.

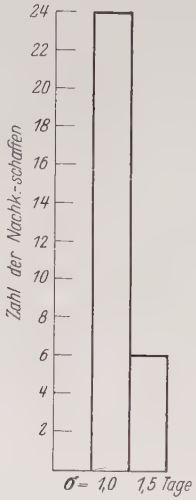


Fig. 17.

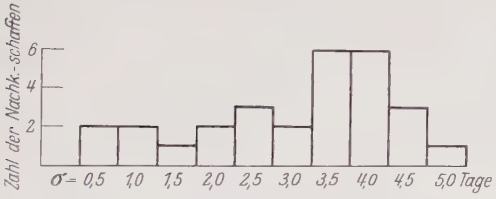


Fig. 18. Verteilung der Standardabweichungen aus den Maßen für den Blühbeginn für die F_5-Familien der Linie 64 D.

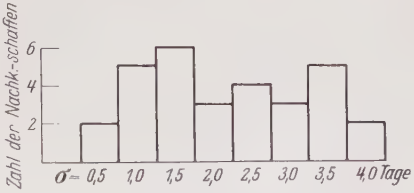


Fig. 19. Verteilungen der Standardabweichungen aus den Daten für den Blühbeginn für die F_5-Familien der Linie 64 AC.

abweichungen bei den Linien 64 D und 64 AC (Fig. 18, Fig. 19) hatten größere Variationsbreiten und waren mehrgipfelig, die Verteilung von 64 AC angenähert zweigipfelig.

Das Wetter war während der Blühperiode der beiden Linien 64 D und 64 AC sehr ungleichmäßig — zu Beginn gleichmäßig heiß, dann unbeständig und regnerisch. Die Linie 64 W blühte schon während der heißen Tage ab. Es ist daher anzunehmen, daß die beiden Linien 64 D und 64 AC in bezug auf die Blütezeit vom zweigipfeligen Typus der σ-Variation waren, wenn auch dieser

Typus infolge der ungünstigen Umweltbedingungen durch die Variationskurven schlecht zum Ausdruck kommt.

Ebenso wie bei den Stengellängeuntersuchungen schließen wir an die Prüfung der Verteilungen der σ-Werte aus Blütezeit die Prüfung der Verteilungen für die Blütezeitmittelwerte an. Unterhalb der Mediane der σ-Werte sind die Blütezeitmittelwerte der Familien der F_4-Linie 64 in folgender Weise verteilt (Fig. 20).

Der eindeutig zweigipfeligen Kurve für die Mittelwerte unterhalb der σ-Mediane entspricht eine eingipfelige für die Mittelwerte oberhalb derselben. Der Gipfel der letzten fällt mit dem Einschnitt der zweigipfeligen Kurve zusammen (vgl. S. 37/38). Demgegenüber waren die Mittelwerte des Blühbeginns der F_5-Familien der

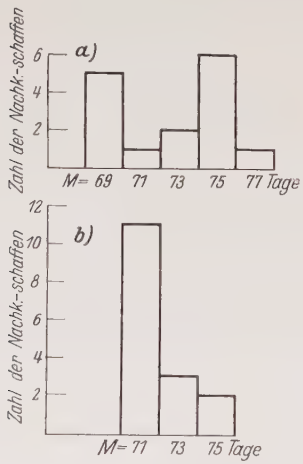


Fig. 20. Verteilung der Mittelwerte des Blühbeginns für die F_4-Familien der Linie 64 unterhalb (*a*) und oberhalb (*b*) der σ-Mediane.

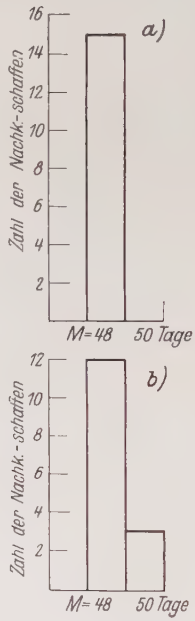


Fig. 21. Verteilung der Mittelwerte des Blühbeginns für die F_5-Familien der Linie 64 W unterhalb (*a*) und oberhalb (*b*) der σ-Mediane.

Linie 64 W sowohl unterhalb wie oberhalb der σ-Mediane eingipfelig mit geringen Variationsbreiten verteilt (Fig. 21).

Bei den beiden anderen Linien fünfter Generation 64 D und 64 AC ist die Variation der Blütezeitmittelwerte ebenso wie die der Standardabweichungen der Blütezeit durch das ungünstige Wetter beeinträchtigt. Trotzdem lassen die Mittelwertverteilungen bei der Linie 64 AC (Fig. 22) die Wiederholung des Variationstypus der F_4-Linie 64 (Fig. 20) deutlich erkennen und die nicht dargestellten Mittelwertverteilungen von 64 D stehen jedenfalls mit der Annahme desselben Variationstypus nicht in Widerspruch.

Diese Ergebnisse führen zu der Schlußfolgerung, daß der Stamm 64 der Kreuzung Stockholm $\times$ Weimar in einem Blütezeitfaktorenpaar X—x spaltet,

dessen Heterozygote sich intermediär verhält. Während die Linie 64 W dieses Stammes in bezug auf jenes Faktorenpaar homozygot ist — wegen der extrem frühen Blüte (vgl. S. 25) kommt nur die Konstitution xx in Frage —, vertreten die Linien 64 D und 64 AC den Spaltungstypus. Da die Linie 64 W in der Frühzeitigkeit der Blüte den früher blühenden Elter Weimar erheblich übertraf, sind außer in bezug auf den Faktor X Unterschiede in weiteren auf die Blütezeit einwirkenden Faktoren anzunehmen.

Es ist nun die Frage, wie die Ähnlichkeit der für die Blütezeit bei Stamm 64 erhaltenen Ergebnisse mit den für die Stengellänge bei demselben Stamm erhaltenen zu erklären ist und wie man die Korrelation zwischen Stengellänge und Blütezeit vom genetischen Standpunkte zu verstehen hat. Die Antwort ergibt sich aus folgender Beobachtung. Bei den Tabellen für die Stengellänge- und Blütezeitdaten der F_4-Linie 64 wurde festgestellt, daß alle Familien dieser Linie, deren Standardabweichungen der Stengel-

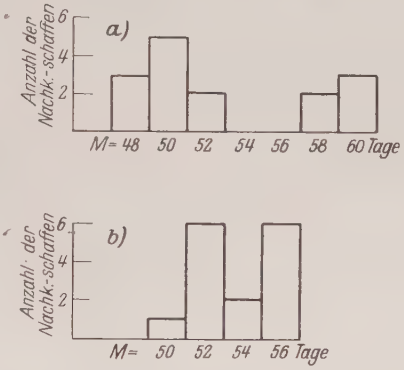


Fig. 22. Verteilungen der Mittelwerte des Blühbeginns für die F_5-Familien der Linie 64 AC unterhalb (*a*) und oberhalb (*b*) der σ-Mediane.

länge unterhalb der Mediane dieser Werte liegen, außer der Familie 64 A zugleich in bezug auf die Standardabweichungen des Blühbeginns unterhalb der Mediane dieser letzteren Werte liegen, mit anderen Worten: Es sind dieselben Familien, welche die linken und dieselben Familien, welche die rechten Kurvengipfel der zweigipfeligen Verteilungen der Standardabweichungen der Stengellänge sowohl wie derjenigen der Blütezeit bilden. Daraus muß man den Schluß ziehen, daß es dasselbe Faktorenpaar ist, welches diese beiden zweigipfeligen Kurven hervorruft, d. h. daß der Faktor X mit dem Faktor A identisch ist. Die Ergebnisse der Erbanalyse des Blühtermins bestätigen also die Existenz des für die Stengellänge angenommenen A-Faktorenpaares!

Die Korrelation zwischen Stengellänge und Blütezeit ist also auf die Abhängigkeit beider Eigenschaften von demselben Faktor zurückzuführen. Während also bei Familien, die im A-Faktorenpaar spalten, die Korrelation vorhanden sein muß, dürfen im A-Faktorenpaar homozygote Familien keine Korrelation zeigen. In der Tat wurde das bei den daraufhin untersuchten Familien bestätigt: Während sich bei der im A-Faktorenpaar spaltenden F_4-Familie 64 D aus den Stengellänge- und Blütezeitdaten der Korrelationskoeffizient $r = +0{,}56 \pm 0{,}11$ ergab, wurde für die Pflanzen der im A-Faktorenpaar nichtspaltenden F_4-Familie

64 W der Koeffizient r = — 0,133 ± 0,164 berechnet. Auch der Korrelationskoeffizient für die Mittelwerte beider Eigenschaften der aus der F_4-Familie hervorgegangenen F_5-Linie 64 W bestätigte das Fehlen jeder Korrelation in der Descendenz dieser Familie: r = + 0,04 ± 0,18. Am wichtigsten ist der letzte Nachweis. Denn daß die Korrelation bei den Familien, bei denen angenommen wurde, daß sie im A-Faktorenpaar spalten, auftrat, konnte nicht mehr überraschen, nachdem die Korrelation durch unmittelbare Beobachtung für die gesamte Kreuzungsdescendenz festgestellt war. Das Nichtvorhandensein der Korrelation bei Familien, die nach unserer Annahme nicht im A-Faktorenpaar spalten, muß jedoch als eine wesentliche Bestätigung unserer Annahme betrachtet werden. Es ist unmöglich anzunehmen, daß die bei Stamm 64 für die Blütezeit gewonnenen Ergebnisse „zufällig" alle für das Vorhandensein eines Faktorenunterschiedes für die Blütezeit sprechen; dazu ist für einige Ergebnisse die statistische Signifikanz zu groß (P ⟨⟨ 0,01 S. 50, Korrelationskoeffizienten S. 53/54). Selbst wenn die Signifikanz jedes einzelnen Ergebnisses sehr gering, die Ergebnisse aber hinreichend eindeutig wären, so wären sie trotzdem von Bedeutung, da die Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine Reihe von Ergebnissen „zufällig" alle dieselbe Annahme bestätigen, so gering ist, daß sie praktisch nie verwirklicht wird.

Das A-Faktorenpaar wirkt also sowohl auf die Stengellänge als auf die Blütezeit, so daß entweder Koppelung oder Identität angenommen werden muß. Wenn man bedenkt, daß das Wachstum der Hauptachse der Leinpflanze mit der Entfaltung der Blüte dieser Achse nahezu abgeschlossen ist, so liegt es nahe, den „Hauptfaktor" A für die Stengellänge als Wachstumsdauerfaktor zu identifizieren: ceteris paribus läßt sich das A-Allelenpaar als maßgeblich für die Entwicklungsdauer der Pflanzen charakterisieren. Während das Allel a eine kürzere Entwicklungsdauer und demzufolge eine geringere Stengellänge hervorruft, bewirkt A ein länger anhaltendes Wachstum, das zu einer größeren Länge der Pflanzen führt.

Es wäre nun von Interesse, festzustellen, wie dieser Hauptfaktor A wiederum von anderen Genen in seiner Wirkung beeinflußt wird. Da dem Faktor für weißkrause Petalen eine schwächende Wirkung zugeschrieben wird (vgl. S. 20), könnte mit einer Wirkung auf den Wachstumsdauerfaktor z. B. gerechnet werden. In den daraufhin untersuchten Familien lagen die Differenzen aus den Mittelwerten aus Stengellänge und den Mittelwerten aus Blütezeit für die Pflanzen mit blau-glatten und die Pflanzen mit weiß-krausen Petalen innerhalb der Fehlergrenzen und die Differenzen waren bald positiv, bald negativ. Das Blütenfarbenallelenpaar wirkt also weder auf die Stengellänge noch auf die Blütezeit. Ebenso besteht auch keine Koppelung mit Stengellänge- oder Blütezeitfaktoren, was bei einer Chromosomenzahl von n = 15 ja keineswegs erstaunlich ist.

C. Zusammenfassung

Die Arbeit knüpft an die Ergebnisse früherer Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften an, die eingehend diskutiert werden. Bei den eigenen Untersuchungen an Bastardnachkommenschaften von Leinsippen mit stark verschiedenen Stengellängen führten die Ergebnisse eines Selektionsversuches und die Feststellung von Transgressionen zu dem Schluß,

daß die Stengellänge in der Kreuzung Stockholm × Weimar eine polymere Spaltung mit mindestens 3 Faktorenpaaren darstellt.

Durch eine auf die Verteilung von Variabilitätsmaßen begründete Methode konnte die Anwesenheit eines Hauptfaktors wahrscheinlich gemacht und durch die Verteilungen der Mittelwerte der Stengellänge bestätigt werden. Ein Faktorenschema demonstriert wie der „Hauptfaktor" A trotz des wesentlichen Wirkungsanteils der übrigen Faktoren aus den Verteilungen der Variabilitätsmaße erkennbar bleibt.

Der Schluß, daß in den angeführten Leinversuchen unter den verschiedenen Faktoren ein das Wachstum regulierender Hauptfaktor vorhanden sein muß, läßt sich auf verschiedenen, voneinander unabhängigen Wegen ziehen.

1. Die Verteilung der Werte der Standard-Abweichungen gruppiert sich um zwei Häufigkeitszentren. Das Variations-Polygon der Verteilung der σ-Werte zeigt eine mathematisch signifikante Abweichung von der binomialen Verteilung, es erscheint zweigipfelig. Daß diese Abweichung von der bei gleichartig wirkenden Faktoren zu erwartenden binomialen Verteilung genotypisch bedingt ist, ergibt sich einmal aus der unterschiedlichen Variation der Nachkommenschaften der Varianten des linken und des rechten Kurvenbezirks in bezug auf ihre Standardwerte. Während die Mehrzahl der Nachkommenschaften von Varianten aus dem zweiten Kurvenbezirk wieder eine zweigipfelige Variation zeigt, variieren die geprüften Nachkommenschaften der Familien mit kleinem σ-Wert mit nur einer Ausnahme wieder eingipfelig. Die festgestellte Mehrgipfeligkeit beruht also nicht auf zufälligen Bedingungen des Versuchs, sonst hätten die Varianten des linken Kurventeils bei einem nur zufällig zweigipfeligen Verteilungspolygon ebensooft eingipfelig wie zweigipfelig variierende Nachkommenschaften geben müssen. Daß im rechten Kurvenbezirk öfters auch Varianten gefunden wurden, die nach dem Verhalten ihrer Nachkommenschaften hätten im linken auftreten müssen, läßt sich verstehen, wenn man berücksichtigt, daß unter nicht idealen Versuchsbedingungen aus einer genotypisch geringfügigen Variation leicht eine stärkere Gesamtvariation werden kann. Auch der Einfluß genotypisch weniger bedeutsamer Nebenfaktoren in größerer Zahl kann der typischen Variation einen anderen Charakter geben. Zahlenmäßig entspricht aber das Verhältnis von eingipfelig und abweichend variierenden Nachkommenschaften dem bei monofaktorieller Spaltung zu erwartenden 1 : 1-Verhältnis. Es ist aber zuzugeben, daß die Variation nicht immer typisch ist. Die Beurteilung der Ein- oder Zweigipfeligkeit trägt daher notwendigerweise einen subjektiven Charakter, so daß das Verhalten der Standardabweichungen allein die Annahme eines einzigen Hauptfaktors für die Stengellänge noch nicht bestätigen kann.

2. Eine solche Bestätigung bringt die Variation der Längenmittelwerte, die ebenfalls das Verhalten zeigt, wie es bei der Anwesenheit eines Hauptallelenpaares zu erwarten ist. Es zeigen z. B. die Varianten mit niedrigem σ-Wert, die der Annahme nach Homozygoten in bezug auf den Hauptfaktor darstellen sollen, eine eingipfelige Verteilung der Längenmittelwerte, gleichgültig, ob die σ-Varianten unterhalb oder oberhalb der σ-Mediane lagen (1 Ausnahme). Zweigipfelig hinsichtlich des Sigmas variierende Stämme sollten der Erwartung

nach in ihrem linken Kurvenbezirk aus Homozygoten, und zwar aus rezessiven und dominierenden bestehen, im rechten Kurvenbezirk aber aus Heterozygoten. In der Tat wurde für die verschiedenen geprüften Varianten die zweigipfelige Variation unterhalb, die eingipfelige Variation oberhalb der σ-Mediane gefunden. Wäre nun die anormale (zweigipfelige) Verteilung der σ-Werte nur zufällig bedingt gewesen (z. B. verschiedene Kulturbedingungen der weiter voneinander entfernten Parzellen), so könnten keine derartigen Beziehungen zwischen der Variation der Standardabweichungen und der Längenmittelwerte erwartet werden. Daß Ausnahmen oder nicht charakteristisch reagierende Fälle vorkommen, kann die vorhergehenden Argumente nicht erschüttern. Es ist ja zu bedenken, daß durch die Homozygotieprüfung mehrere Faktoren nachweisbar waren, und je nach der Wirkung der Restfaktoren wird eine Ein- oder Zweigipfeligkeit mehr oder minder ausgeprägt sein. Da die Wirkung sämtlicher Restfaktoren gegenüber dem einen Hauptfaktor wahrscheinlich größer sein wird als der Einfluß des Hauptfaktors allein, kann auch einmal eine atypische Variation erfolgen, wie in dem Falle der Familie 45, bei der eingipfelige Variationen der Längenmittelwerte erwartet wurden, und eine zweigipfelige auftrat.

3. Eine weitere Bestätigung findet die Annahme eines Faktorenpaares aus den Daten über die Vererbung der Blütezeit bei Stamm 64 der Kreuzung Stockholm $\times$ Weimar. Blütezeit und Stengellänge zeigen in Nachkommenschaften, die in bezug auf die Stengellänge spalten, eine augenfällige Korrelation, während bei nichtspaltenden eine solche Korrelation nicht vorhanden ist. Infolge dieser Korrelation können die Variationskurven für die Blütezeit mit denen der Längenmittelwerte verglichen werden. Sie bestätigen in ihrem Verhalten die Resultate der Variation der σ-Werte der Stengellänge sowie die der Längenmittelwerte und gestatten eine Kontrolle, ob die zunächst subjektive Beurteilung von Ein- und Zweigipfeligkeit richtig war. Die Verteilung der σ-Werte aus den Blütezeitdaten für die F_4-Familien des Stammes 64 ist so ausgeprägt zweigipfelig und die Abweichung dieser Verteilung von der Binomialverteilung statistisch so hochbedeutend, daß unmöglich ein Zufallsergebnis vorliegen kann. Die Parallelität zwischen der Variation der Stengellänge und der Variation der Blütezeit geht bei Stamm 64 so weit, daß bei den beiden σ-Verteilungen dieselben Familien unterhalb und dieselben Familien oberhalb der σ-Mediane liegen. Auch die Verteilungen der Mittelwerte der Blütezeit für die Familien unterhalb und oberhalb der σ-Mediane zeigten wieder entsprechende Beziehungen, wie sie für die Längenmittelwerte unterhalb und oberhalb der σ-Mediane festgestellt werden konnten. Obwohl daher der Einwand berechtigt ist, daß bei einem Teil der Einzelversuche subjektive Fehler bei der Beurteilung der Kurven nicht ausgeschaltet werden konnten, läßt sich doch nach dem Eintreffen sämtlicher Konsequenzen, die aus dem Vorhandensein eines Faktorenpaares gezogen werden müssen, nicht mehr daran zweifeln, daß unter einer größeren Zahl von Faktoren (mindestens 3) ein Faktorenpaar von besonderer Wirkung ist.

Aus dem gleichartigen Verhalten von Stengellänge und Blütezeit läßt sich schließen, daß der Hauptfaktor für die Stengellänge (Länge der Hauptachse)

mit dem für die Blütezeit identisch ist. Da die Hauptachse des Leins ein durch die Blüte determiniertes Wachstum hat, ist dieses Ergebnis nicht befremdlich.

Als Nebenresultat konnte in der Kreuzung Cypern × Stockholm bei dem Zusammenwirken der die Stengellänge beeinflussenden Faktoren eine verminderte Genwirkung nachgewiesen werden.

Zitierte Literatur

Afzal, M., 1930, Studies in inheritance in cotton. Mem. Dept. Agric. India, Bot. Ser. **17**, 75—115.

Bateson, W. and E. R. Saunders, 1902, Experimental Studies in the physiology of heredity I. Reports to the Evolution Committee of the R. S. No. I.

Bernstein, F. und Faust, A., 1922, Die Theorie der gleichsinnigen Faktoren in der Mendelschen Erblichkeitslehre vom Standpunkt der mathematischen Statistik. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **28**, 295.

Castle, W. E. und Mitarbeiter, 1909, Studies in inheritance in rabbits. Carnegie Inst. Publ. **114**, Washington.

—, 1921, On a method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. Science Vol. **54**.

Correns, C., 1901, Bastarde zwischen Maisrassen. Erwin Nägele, Stuttgart.

East, E. M. and Hayes, H. K., 1911, Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. Sta. **167** and Contrib. from the Lab. of Genetics, Bussey Inst., Harvard Univ. **9**.

Emerson, R. A. and East, E. M., 1906, The inheritance of quantitative characters in maize. Un. Nebr. Agr. Stat. Res. Bull. **7**.

Fisher, R. A., 1934, Statistical Methods for Research Workers. Oliver and Boyd Edinburgh.

Freeman, G. F., 1919, The Heredity of quantitative characters in Wheat. Genetics **4**, 1—92.

Green, C. V., 1931, Linkage in size inheritance. Amer. Nat. **65**, 502—511.

—, 1933, Further evidence of linkage in size inheritance. Amer. Nat. **67**, 377—380.

Kappert, H., 1930, Über den Rezessivenausfall in den Kreuzungen gewisser blau- und weißblühender Leinsippen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **53**, 38—66.

Keeble, F. and Pellew, C., 1910, The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas. J. of Genetics **1**, 47—56.

Lang, A., 1910, Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **1**, 23.

—, 1911, Fortgesetzte Vererbungsstudien 2. Die Hautfarbe der Mulatten und die Hypothese der Polymerie. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **5**, 111.

Lindstrom, E. W., 1925, Inheritance in tomatoes. Genetics **10**, 306.

—, 1928, Linkage of Size, Shape and Color Genes in Lycopersicum. Verh. 5. intern. Kongr. Vererbungswiss. Berlin. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl., Suppl.-Bd. **2**, 1031—57.

—, 1931, Genetic tests for linkage between row number genes and certain qualitative genes in maize. Res. Bull. Iowa State Coll. Agric. **142**, 250—288.

Mendel, G., 1901, Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker d. exakt. Wiss. Leipzig.

Mitscherlich, E. A., 1906, Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages. Landw. Jahrb. **38**, 336.

Nilsson-Ehle, H., 1909, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. **5**.

Nilsson-Ehle, H., 1911, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 7.

Philiptschenko, J., 1928, Über die Vererbung der quantitativen Merkmale beim Weizen. Verh. 5. intern. Kongr. Vererbungswiss. Berlin. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. 2, 1184.

Rasmusson, J., 1927, Genetically changed linkage values in Pisum. Hereditas **10**, 1—152.

—, 1933, A contribution to the theory of quantitative character inheritance. Hereditas **18**, 261.

—, 1935, Studies on the inheritance of quantitative characters in Pisum. Hereditas **20**, 161—179.

Rosenberg, O., 1930, Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Hdb. d. Vererbungswiss. Bd. 2.

Sax, K., 1923, The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. Genetics **8**, 552—560.

Schlösser, L. A., 1935, Beitrag zu einer physiologischen Theorie der plasmatischen Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **69**, 159.

Shull, G. H., 1914, Duplicate genes for capsule-form in Bursa-bursa pastoris. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **12**, 143.

—, 1921, Estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. Amer. Nat. **55**, 556—564.

Sirks, M. J., 1929, Multiple Allelomorphs versus multiple Factors. Proc. of the intern. Congr. of Plant Sciences **1**, 803—814. Ithaca (N. Y.).

—, 1931, Beiträge zu einer genotypischen Analyse der Ackerbohne. Genetica **13**, 209—631.

Smith, H. H., 1937, The relation between genes affecting size and color in certain species of *Nicotiana*. Genetics **22**, 361—375.

Takezaki, Y., 1928, The inheritance of the ear-length and awn-length in barley, with special reference to their factor analysis and the determination of their qualifying value. Verh. 5. intern. Kongr. Vererbungswiss. Berlin. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. Suppl.-Bd. **2**, 1447—54.

Tammes, T., 1911, Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. des Trav. Bot. Néerl. Vol. 8, Livr. 3.

—, 1914, Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. des Trav. Bot. Néerl. Vol. **11**, Livr. 1.

—, 1930, Genetik des Leins. Der Züchter **2**, 253.

Tedin, H. and O., 1923, Contributions to the genetics of Pisum. Hereditas **4**, 351—362.

Tjebbes, K., 1931, Polymerism. Bibliographia genetica **8**.

Warren, D. C., 1924, Inheritance of egg size in *Drosophila melanogaster*. Genetics **9**, 41—69.

Weber, E., 1935, Variations- und Erblichkeitsstatistik. J. F. Lehmanns Verlag, München.

Wexelsen, H., 1933, Linkage between quantitative and qualitative characters in barley. Hereditas **17**, 323—341.

—, 1934, Quantitative inheritance and linkage in barley. Hereditas **18**, 307—348.

Die Arbeit wurde in der Zeit von November 1935 bis November 1938 im Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität Berlin auf Anregung meines verehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. Hans Kappert, der mich bei der Durchführung der Arbeit ständig unterstützte und mir Material und Arbeitskraft zur Verfügung stellte, ausgeführt. Ihm wie auch Herrn Prof. Dr. Kurt Noack bin ich sehr zu Dank verpflichtet.

Lebenslauf

Am 18. November 1912 wurde ich, KURT BARTELS, als Sohn des Gutspächters JULIUS BARTELS und seiner Ehefrau FRIDA, geb. WITTE, in Sülfeld, Kreis Gifhorn, geboren. Das Reifezeugnis erhielt ich auf der Städtischen Oberrealschule zu Braunschweig. Ich studierte zunächst Mathematik an der Universität Göttingen, dann Naturwissenschaften in München, Göttingen und Berlin.